





QL

1

B716

SI

NH

382

ZUR ÖKOLOGIE DER WASSERAMSEL
(*CINCLUS CINCLUS*)
MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG
IHRER ERNÄHRUNG¹⁾

von

OTTO JOST

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 6
1975

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN



¹⁾ Dissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn D 5

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den „Bonner Zoologischen Beiträgen“ zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten und Bestellungen sind an die Schriftleitung zu richten.

This series of monographs, published by the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in „Bonner Zoologische Beiträge“.

Correspondence concerning manuscripts for publication and purchase orders should be addressed to the editors.

L'Institut de Recherches Zoologiques et Museum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les „Bonner Zoologische Beiträge“.

Toute correspondance concernant des manuscrits pour cette série ou des commandes doivent être adressées aux éditeurs.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 6, 1975

Preis 27 DM

Schriftleitung/Editor:

Dr. H. E. Wolters

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

Adenauerallee 150—164, 53 Bonn, Germany

Druck: Bonner Universitäts-Buchdruckerei

ZUR ÖKOLOGIE DER WASSERAMSEL
(*CINCLUS CINCLUS*)
MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG
IHRER ERNÄHRUNG¹⁾

von

OTTO JOST

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 6
1975

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSIINSTITUT
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

¹⁾ Dissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn D 5

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den „Bonner Zoologischen Beiträgen“ zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten und Bestellungen sind an die Schriftleitung zu richten.

This series of monographs, published by the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in „Bonner Zoologische Beiträge“.

Correspondence concerning manuscripts for publication and purchase orders should be addressed to the editors.

L'Institut de Recherches Zoologiques et Museum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les „Bonner Zoologische Beiträge“.

Toute correspondance concernant des manuscrits pour cette série ou des commandes doivent être adressées aux éditeurs.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 6, 1975

Preis 27 DM

Schriftleitung/Editor:

Dr. H. E. Wolters

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

Adenauerallee 150—164, 53 Bonn, Germany

Druck: Bonner Universitäts-Buchdruckerei

Meinem Lehrer
Professor Dr. Günther Niethammer
(1908—1974)
in Dankbarkeit gewidmet

Inhaltsverzeichnis

	Seite
A. Einleitung	9
B. Material und Methode	10
C. Untersuchungsgebiet	11
D. Bestandsaufnahme	
I. Feststellung der Brutreviere	14
II. Bestandsschwankungen und Bestandsentwicklung	16
E. Die Wasserramsel als Glied im Ökosystem des Fließgewässers	
I. Zur Ökologie der Fließgewässer	
1. Kennzeichen der Fließgewässer	17
2. Die Gliederung des Fließgewässers in seinem Lauf (Längsprofil)	17
3. Der Aufbau des Ökosystems Fließgewässer (Querprofil)	21
II. Die autoökologische Kennzeichnung der Wasserramsel	
1. Die Verteilung der Brutreviere im Untersuchungsgebiet	
a) Vergleich der Flußsysteme	23
b) Verteilung in den Flußsystemen in Beziehung zur Höhenlage	23
c) Unterschiedliche Besiedlungsdichte	23
2. Ursachen der unterschiedlichen Besiedlungsdichte	
a) Anthropogene Einflüsse	
(1) Baumaßnahmen	26
(2) Verunreinigung des Wassers	27
(3) Verschiedene weitere Faktoren	33
b) Ufer, Ufergehölze und Belichtungsverhältnisse	33
c) Wassertiefe, Einfluß des Lichtes und Gewässerbreite	34
d) Wasserchemismus, Wasserpflanzen und Substrat	37
e) Die umfassende Wirkung der Strömung	
(1) Gefälle, Fließgeschwindigkeit und Abflußmenge	39
(2) Die physikalischen Erscheinungen der Strömung und die Aus-	
wirkungen auf die Organismen	41
(3) Die Wirkung der Strömung auf die Zusammensetzung des	
Benthos	43
(4) <i>Cinclus als Fließwassertierart</i>	44
f) Die Brutreviere im Rhithral und Potamal	
(1) Gliederung der Reviere	47
(2) Das Choriotopegefüge	47
(3) Die unterschiedlichen Biozönosen	48
(4) Die Reviergröße	49

g) Nahrungsreiche und nahrungsarme Gewässerabschnitte	
(1) Biomasse des Benthos	51
(2) Lotische Bezirke im Potamal	52
3. Das Beziehungsgefüge aller Umweltfaktoren der Wasserramsel	
a) Monotop und Monozön	53
b) Ökologische Valenz	54
c) Konsumenten verschiedener Stufe	56
d) Ökologische Nische	56
e) Ökologische Vikarianz	58

F. Ernährungsökologie

I. Einführung	59
II. Spezieller Teil	
1. Beobachtung der Wasserramsel mit Beute im Lebensraum	59
2. Sammlung von Nahrungsresten	62
3. Sammlung und Untersuchung der Speiballen	
a) Allgemeines	65
b) Das Sammeln der Speiballen	65
c) Die Fundstellen	69
d) Die äußeren Kennzeichen der Wasserramsel-Speiballen	
(1) Färbung	71
(2) Form und Größe	72
(3) Oberfläche	74
(4) Festigkeit	75
(5) Gewicht und Wassergehalt	75
e) Die Untersuchung der Speiballen	
(1) Chemische Kennzeichnung	76
(2) Die Bestandteile	76
(3) Die Zusammensetzung der Ballen in Beziehung zur Jahreszeit	87
(4) Die Zusammensetzung der Ballen in Beziehung zum Gewässer- sertyp	89
f) Vergleich der Speiballen von Käfigvögeln und freilebenden Wasserramseln	
(1) Bestandteile	91
(2) Größe	92
(3) Trockengewicht	92
g) Bildung von Speiballen bei Nestjungen	
(1) Feststellungen im Lebensraum	92
(2) Feststellungen an den aufgezogenen Vögeln	93
(3) Ergebnis	93
h) Zusammenfassung und Diskussion	94
4. Untersuchung des Mageninhaltes	
a) Bisher durchgeführte Magenanalysen	95
b) Die Untersuchung Vollnhofers	98

c) Eigene Feststellungen	
(1) Ergebnis der Untersuchung der Magen- und Darminhalte	101
(2) Der Bau des Wasseramselmagens im Vergleich mit den Magen anderer Vögel	103
d) Zusammenfassung und Diskussion	104
5. Kotuntersuchungen	
a) Allgemeines	106
b) Ergebnis der Kotanalyse	106
6. Nahrungsuntersuchungen mittels der Halsringmethode	
a) Die Anwendung dieser Methode	108
b) Untersuchungsergebnisse	
(1) Überblick der Beutetiergruppen	113
(2) Die Beutetierarten in Beziehung zum Alter der Nestlinge	114
(3) Größe und Gewicht der Beutetiere in Beziehung zum Alter der Nestlinge	114
(4) Sonstige Bestandteile in den Halsringproben	116
7. Vergleich der Ergebnisse der Halsring-Untersuchungen mit Benthosanalysen	
a) Allgemeine Anmerkungen	116
b) Benthosanalysen	116
c) Vergleich	
(1) Nahrungsangebot und entnommene Nahrung in den 10 Un- tersuchungsstellen (Revieren) der Fulda	119
(2) Die Anteile der Gattungen und Arten der Hauptnahrungs- tiere in den Halsringproben und Benthosanalysen aller Fluß- regionen	120
d) Zusammenfassung und Diskussion zu den Kapiteln 6 und 7	142
8. Fütterungsversuche an Käfigvögeln	
a) Haltung und Aufzucht	
(1) Haltung von 3 Altvögeln	143
(2) Aufzucht von 2 Nestlingen	144
b) Fütterung mit verschiedenen Tieren (selektive Nahrungsauf- nahme)	146
9. Periodizität der Ernährung im Laufe des Jahres	
a) Brutzeit und Nahrungsangebot	
(1) Bisherige Feststellungen	149
(2) Aufzuchszeit und Führungszeit	151
(3) Zu den Halsring-Untersuchungen und Benthosanalysen	151
(4) Vergleich mit den Entwicklungsstadien der Beutetiere im Frühling	151
(5) Diskussion des Ergebnisses	153
b) Zusammensetzung der Nahrung im Laufe des Jahres	156

III. Das Nahrungsschema der Wasseramsel

1. Ursachen der unterschiedlichen Untersuchungsergebnisse	
a) Art der Untersuchungsmethoden	159

	Seite
b) Änderungen im Bestand der Beutetiere	160
c) Verschiedene Nahrungsräume	160
d) Menge und Erreichbarkeit der Beutetiere	160
e) Unterschiede durch Alter und Geschlecht der Vögel	160
f) Nahrungsauslese	160
2. Wesentliche Kennzeichen des Nahrungsschemas	
a) Weites Nahrungsspektrum	162
b) Vorzugs- und Hauptnahrung	163
c) Gelegenheits- und Nebennahrung	163
3. Polyphage Ernährungsweise	164
IV. Nahrungssystem und Nahrungskonkurrenz	164
V. Zur Nahrungsethologie	167
 G. Diskussion des Gesamtergebnisses	 167
 H. Schlußbemerkungen	 172
 I. Zusammenfassung und Summary	
I. Allgemeine Ökologie	172
II. Ernährungsökologie	174
 J. Literatur	 177

A. EINLEITUNG

In der neueren ornithologischen Literatur fehlen eingehende Untersuchungen über die Ökologie der Wasserramsel, insbesondere über ihre Ernährung. Dies ist deshalb bemerkenswert, weil die Fließgewässerforschung, der jüngste Fachbereich der Limnologie, in den letzten Jahrzehnten viele neue Kenntnisse über die Fließwasserorganismen, die *Cinclus* als Nahrung dienen, gewonnen hat. Es fällt außerdem auf, daß die Wasserramsel selbst in limnologischen Abhandlungen, welche die ganze Biozönose der Bäche und Flüsse zu erfassen suchen, gewöhnlich nicht einmal erwähnt wird, obwohl diese Vogelart eine erstaunlich enge Bindung an die Fließgewässer auszeichnet, wie sie bei keinem anderen heimischen Singvogel besteht.

Diese Arbeit soll dazu beitragen, die aufgezeigte Lücke zu schließen. Liegt es doch im Interesse der Ornithologie wie der Limnologie — gerade auch der Fischerei, die Stellung dieser so bemerkenswerten Vogelart innerhalb der Rheobiozönose, das heißt ihre ökologische Nische, zu kennen. Deshalb verfolgt die vorliegende Arbeit das Ziel, die Wasserramsel als Glied im Ökosystem des Fließgewässers zu untersuchen. Sie möchte die Wechselbeziehungen zwischen den Lebensansprüchen dieser Art und den Umweltbedingungen im allgemeinen darlegen und speziell die trophischen Faktoren einer genaueren Analyse unterziehen.

Vorteilhaft für diese autökologische Untersuchung war es, daß die Fulda, der Hauptfluß des Untersuchungsgebietes, als der in limnologischer Hinsicht am besten untersuchte Mittelgebirgsfluß gilt. Dies ist der in Schlitz 1949 gegründeten Limnologischen Flußstation des Max-Planck-Instituts für Limnologie zu verdanken (Illies 1956). Außerdem kann die Rhön wegen der langjährigen Beringungsarbeit Sunkels (1940, 1960) „als das klassische Revier für die Wasserramselforschung“ (Richter 1964, briefl.) bezeichnet werden.

Im Rahmen des Umweltschutzes haben heute Untersuchungen der Fließgewässer besondere Bedeutung, weil der schädigende Einfluß des Menschen gerade in diesen Lebensräumen erheblich zugenommen hat. Durch die Einbeziehung der anthropogenen Faktoren sind diese der Erforschung der Ökologie der Wasserramsel dienenden Untersuchungen aber sehr umfangreich geworden. Deshalb konnten manche speziellen Ergebnisse nicht in die vorliegende Arbeit aufgenommen werden z. B. Förderung des Wasserramselbestandes durch Schutzmaßnahmen, Feststellungen zur Ernährungsethologie und über den Fischanteil in der Nahrung.

Herrn Professor Dr. G. Niethammer (†) danke ich für die Überlassung des Dissertationsthemas, für die Möglichkeiten des Aufenthaltes und Arbeitens im Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig in Bonn, für das nie erlahmende Interesse und die ständige Förderung der Untersuchungen. Mein besonderer Dank gilt auch Herrn Professor Dr. J. Illies für verschiedene Hinweise und die Überlassung eines Arbeitsplatzes in der Limnologischen Flußstation des Max-Planck-Instituts für Limnologie in Schlitz (Hessen).

Die Bestimmung eines Teiles der Beutetiere übernahmen freundlicherweise die Herren Dr. W. Sattler (†), Dr. M. P. D. Meijering, Dr. P. Zwick, Dr. V. Puthz (alle Schlitz) und Dr. D. Teschner (Braunschweig). Außer ihnen danke ich auch allen, die mir durch verschiedene Mitteilungen und Anregungen geholfen haben, besonders Dr. C. König (Stuttgart), Dr. H. Kramer, Dr. H. E. Wolters und Dr. G. Rheinwald (alle Bonn), Dr. W. Sunkel (†, Tann/Rhön) und Dr. W. Keil (Frankfurt-Fechenheim) sowie dem Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“ in Wilhelmshaven für Überlassung der Farbringe und Dr. H.-H. Bergmann (Marburg/L.) und G. Meier (Gießen) für Filmaufnahmen.

B. MATERIAL UND METHODE

Die Untersuchungen, deren Ergebnisse hier dargestellt werden sollen, habe ich von September 1964 bis Ende 1972 ausgeführt und dabei verschiedene Methoden angewandt.

Grundlage der Arbeit waren zunächst die Exkursionen, die halb- und ganztägig (wöchentlich vier, zur Brutzeit täglich) durchgeführt wurden. Wegen der Größe des Gebietes verwendete ich einen ausgerüsteten Personenkraftwagen. Mit Hilfe von Meßtischblättern und Karten der amtlichen Stellen suchte ich alle Gewässer auf, durchschritt diese mit hohen Stiefeln oder nahm sie vom Ufer aus in Augenschein und kartierte ihre Kennzeichen. Dabei konnte ich die Aufnahme des Wasseramselbestandes mit Reviergrenzen und Nistplätzen, die Beringung der meisten Vögel und notwendige Schutzmaßnahmen durchführen. Zur Kennzeichnung der mit dreiteiligen Spiegelnetzen über dem Wasser, mit Käschern am Nest oder als Nestlinge gefangenen Vögel wurden Ringe der „Vogelwarte Helgoland“ verwendet. Vögel im Nest habe ich nur im Alter von 5–10 Tagen beringt, weil die Beringung älterer Nestlinge zu vorzeitigem Verlassen des Nestes führen kann.

Ergebnis der Beringung von September 1964 bis Ende 1969:

900 Wasseramseln beringt (darunter 412 Nestlinge)

480 Wasseramseln wiedergefangen

1 380 Wasseramseln insgesamt gefangen

Die Wiederfänge in verschiedenen Flußsystemen des Untersuchungsgebietes wiesen daraufhin, daß die Wasserscheiden überflogen werden (Jost 1969).

Im Oberlauf der Fulda habe ich zusätzlich Farbringe (5 Farbringtypen in verschiedener Kombination) zur Markierung der Vögel verwendet. Diese Methode erwies sich als nur begrenzt brauchbar. Das Ablesen war erschwert durch die Scheu der Wasseramseln vor Menschen, die geringe Helligkeit der beschatteten Uferzonen und den häufigen Aufenthalt der Vögel im tiefen und flachen Wasser. Bei Beobachtungen aus der Nähe (Tarnzelt) konnten die Farbringe besser abgelesen werden.

Schutzmaßnahmen waren zunächst durchzuführen, weil der Wasseramselbestand im Abnehmen begriffen war, aber zahlreiche Brutreviere und feste sichere Niststellen für die Nahrungsuntersuchungen vorhanden sein mußten. Durch verschiedene Nisthilfen ist es gelungen, den Bestand im Untersuchungsgebiet zu vermehren. So konnte ich im Oberlauf der Fulda in von mir unter Brücken angebrachten Halbhöhlenkästen und selbst entwickelten am Mauern im Freien befestigten speziellen „Wasseramsel-Nistkästen“ einen Bruterfolg von 94 % gegenüber 46 % an natürlichen Niststellen erzielen (Jost 1966, 1970).

Bei den Exkursionen habe ich die Ufer und aus dem Wasser herausragende Steine systematisch nach Nahrungsresten, Speiballen und Kot abgesucht, die gefundenen Teile in Fläschchen gesammelt und später mit Binokular und Mikroskop untersucht.

Besondere Freilandexperimente waren die Anwendung der Halsringmethode an Nestlingen, die gut erhaltene Beutetiere erbrachte, und die von mir zur gleichen Zeit in denselben Revieren ausgeführten Benthosanalysen (quantitative Methode nach Schröder 1932). Bei dem Vergleich der beiden Ergebnisse wurden auch die von Illies (1953) gefundenen Abundanzzahlen der Benthosbesiedlung der Fulda hinzugezogen.

Vom Tarnzelt aus konnten in 320 Beobachtungsstunden die Fütterung der Nestlinge und flüggen Vögel sowie die Nahrungssuche beobachtet, fotografiert und gefilmt werden.

Eine Ergänzung der Freilanduntersuchungen waren die Feststellungen während der Haltung und Aufzucht von 3 Altvögeln und 2 Nestlingen.

Die Ergebnisse der verschiedenen Nahrungsuntersuchungen ermöglichten in Verbindung mit Literaturstudien die zusammenfassende Darstellung der Jahresperiodizität der Ernährung, des Nahrungsspektrums und Nahrungsschemas.

C. UNTERSUCHUNGSGEBIET

Für die Untersuchung wurde ein etwa 1 800 km² großes Gebiet im deutschen Mittelgebirge gewählt. Es liegt zum größten Teil in Osthessen und besteht aus verschiedenen Landschaften: Der östliche Teil des Vogelsberges, das Fuldaer Becken, Teile des Fulda-Haune Berglandes, des Landrückens, der Vorderrhön und der Hochrhön sowie der anschließende Teil des Fränkischen Rhönvorlandes.

Da *Cinclus* ausschließlich an Fließgewässern lebt und der Lebensraum der Wasseramselpopulationen die zusammenhängenden Flußsysteme sind, erfolgte die Abgrenzung und Gliederung des Untersuchungsgebietes nach hydrogeographischen Gesichtspunkten. Es bestand aus 3 Abschnitten (Abb. 1):

1. Das Flußsystem der oberen Fulda bis nach Einmündung der Schlitz, einschließlich der Haune bis nach der Nüstmündung (Weser-System). Das dazugehörige Niederschlagsgebiet ist die zwischen der Höhe des Vogelsberges (Taufstein 774 m) im Westen und dem Kamm der Hochrhön (Wasserkuppe 950 m) im Osten gelegene osthessische Senke, in deren Mitte das Fuldaer Becken liegt (Fulda 250 m).
2. Das Gebiet der oberen Ulster (Weser-System), untersucht bis nach Einmündung des Scheppenbaches. Es grenzt östlich an das Fuldasystem.
3. Der Teil des Flußsystems der Fränkischen Saale (Rhein-Main-System), der den Oberlauf der von der Hochrhön nach Osten bis Süden der Saale zufließenden Bäche umfaßt.

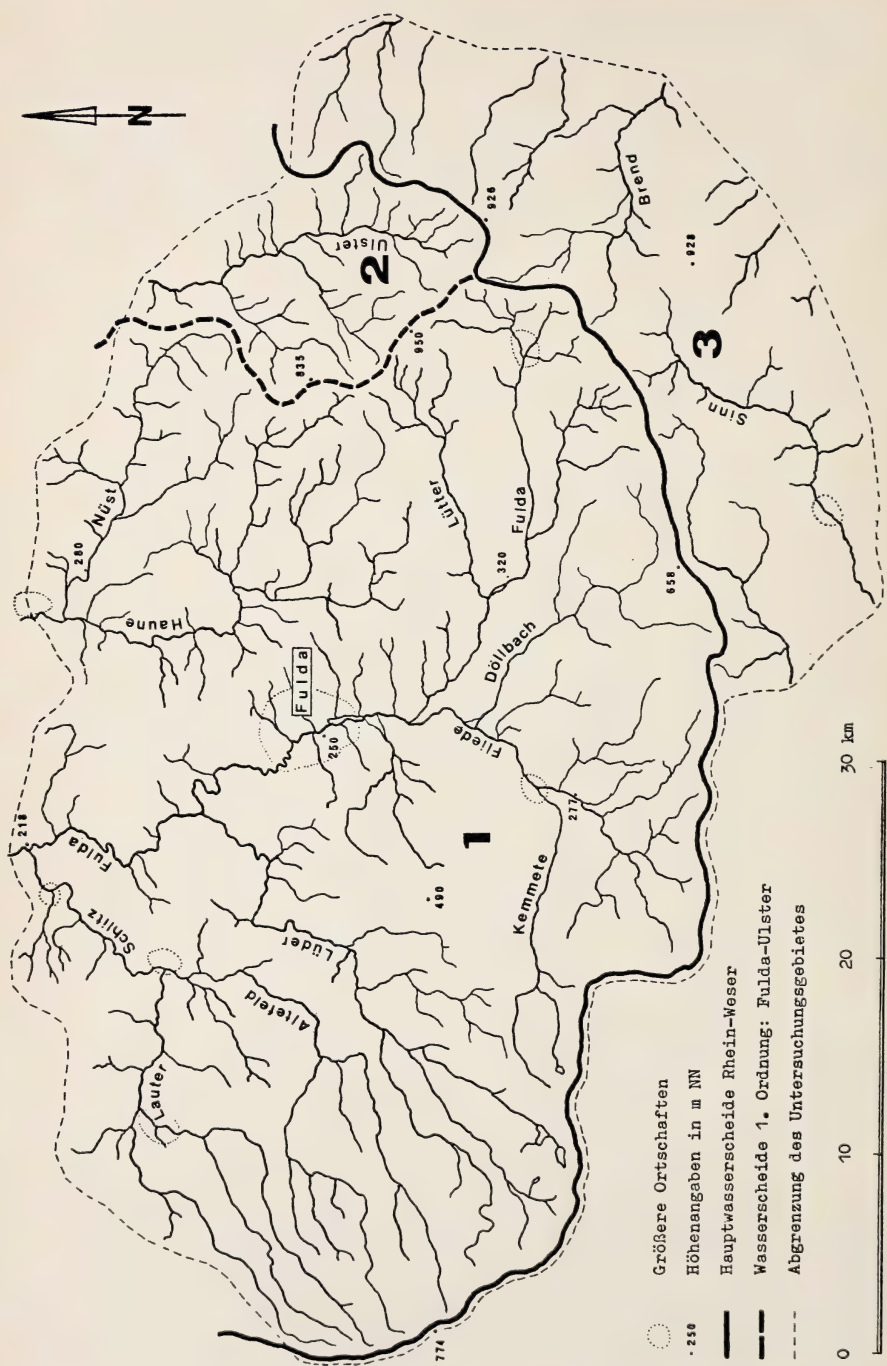


Abb. 1: Das Gewässernetz, die hydrogeographische Abgrenzung und Gliederung des Untersuchungsgebietes. Flußsystem-Abschnitte: 1 = der Fulda (Weser), 2 = der Ulster (Werra-Weser) und 3 = der Fränkischen Saale (Main-Rhein).

Die Hauptwasserscheide Rhein-Weser verläuft im Westen über den Vogelsberg, im Süden über den Landrücken und die Dammersfeldrhön und im Osten über die Hohe Rhön (Abb. 1). Fulda- und Ulstergebiet trennt eine Wasserscheide 1. Ordnung. Die Nebenflüsse der Fulda (Schlitz, Lüder, Fliede, Haune und Lütter) werden durch Wasserscheiden 2. Ordnung begrenzt.

Die Ausbildung des Gewässernetzes ist zunächst bedingt durch den Untergrund. Das Untersuchungsgebiet kann geologisch in drei Zonen gegliedert werden (Abb. 3).

Die Gewässer haben an den Übergängen der Verebnungsflächen die bedeutendsten Gefällsstrecken. So finden wir stärkeres Gefälle von der höchsten Verebnung, der Hochrhön, zur Hauptverebnung des Buntsandsteingebietes (z. B. Kaskadenschlucht des Feldbaches oberhalb Gersfeld). Die Bergbäche, die von der Hochrhönfläche fast parallel nach Südosten abfließen, zeigen sehr starkes Gefälle und erheblichen Belag mit Basaltblöcken und Steinen, wie der Eisgraben und Elsbachgraben. Das Auftreten mehrerer Gefällsstufen im Talweg ist ein besonderes Kennzeichen der vom Hohen Vogelsberg zum Fuldaer Becken entwässernden Bäche.

Durch den Formenreichtum der Oberflächengestaltung hat das Gebiet in seinen verschiedenen Landschaften unterschiedliche klimatische Verhältnisse. Der Verlauf der Temperatur ist im gesamten Untersuchungsgebiet ähnlich: dem Minimum im Dezember bis Februar steht das Maximum im Juni bis August gegenüber. Der größte Teil des Untersuchungsgebietes, besonders die tieferen Lagen, gehören dem Sommerregentyp an. Die Hauptniederschläge fallen im Sommer mit einem Gipfel im Juli (Station Fulda), während Februar und März die geringsten mittleren Niederschlagswerte haben. Dadurch ist die Beckenlandschaft als kontinental gekennzeichnet. Die Rhön zeigt den Übergangstypus mit etwa gleichen Maxima im Dezember-Januar und Juli-August. Das Minimum erstreckt sich auf die Monate März bis Mai. Im Gegensatz dazu weist der Osthang des Vogelsbergers ein Wintermaximum im Dezember infolge ausgeprägter Stauerscheinungen bei den winterlichen Westwetterlagen. Der Vogelsberg besitzt ozeanisches Klima.

Der Wasserhaushalt eines Niederschlagsgebietes (Flußsystems) vollzieht sich nach der Formel: $N = A + V + B$ (mm). Es bedeuten: N Niederschlags-höhe, A Abflußhöhe, V Verdunstungshöhe, B Bodenspeicherung.

In Tabelle 1 sind diese Faktoren des Wasserhaushaltes für den größten Teil des Untersuchungsgebietes vergleichbar zusammengestellt. Obwohl das Gebiet, von den höheren Lagen des Vogelsberges abgesehen, mehr Niederschläge im Sommer erhält, weisen die größeren Gewässer im Winter vor allem im Januar und Februar ihre höchsten Wasserstände auf und sind im Sommer meist niedrig. Ursache ist die hohe Temperatur und dadurch bedingt die Verdunstungsstärke der Luft im Sommer. Deshalb nehmen auch die Wasservorräte (Bodenspeicherung) ab. Der Anfang der Vegetationszeit wirkt sich im extremen Minimum der Bodenspeicherung im Mai aus. Im Herbst sind die Wasserrücklagen im Boden auf dem tiefsten Stand angelangt, da die Gewässer, die Vegetation und vielerorts auch Siedlungen und Industrie von ihnen gezehrt haben. Mit dem Ende der Vegetationszeit (ab Oktober) füllen sich die unterirdischen Speicher wieder und erreichen ihren Höchstwert zum Beginn des Frühjahrs.

Tabelle 1: Wasserhaushalt des Niederschlagsgebietes der Fulda von der Quelle bis zur Haune ausschließlich, 1936—1955. — Meßwerte in mm von: N = Niederschlag, A = Abfluß, V = Verdunstung, B = Bodenspeicherung (nach Wasserwirtschaftl. Rahmenplan Fulda, 1964).

N	58	61	56	49	46	54	68	61	83	83	66	66	324	447	771
A	27	30	34	42	36	26	13	14	13	14	13	16	195	83	278
V	10	5	5	15	15	49	79	84	89	74	54	24	89	404	493
B	21	26	17	2	-5	-21	-24	-17	-19	-5	-1	26	40	-40	0
	Nov	Dez	Jan	Feb	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Wi	So	Jahr

Für die Fließwasserorganismen sind die Hochwasser von besonderer Bedeutung. Die Winterhochwasser (besonders März) treten auf, wenn nach einer Kälteperiode ein Warmlufteinbruch erfolgt. Die großen Niederschlagsmengen werden durch die Schneeschmelzwasser vermehrt, und der gefrorene Untergrund kann die Wassermassen nicht aufnehmen. Im Sommerhalbjahr (besonders Juni-Juli) können durch örtlich konzentrierte gewaltige Regenfälle Hochwasserwellen ausgelöst werden. Diese führen zu Veränderungen im Flußbett und der Uferzone, Transport von Geröll und Trübung des Wassers.

D. BESTANDSAUFNAHME

I. Feststellung der Brutreviere

Da sich die Wasseramseln nicht vom Fließgewässer entfernen, konnte ich die Besiedlung der verschiedenen Flußsysteme zunächst durch wiederholtes Abschreiten der Gewässer und Zählen der beobachteten Vögel ermitteln. Mit dieser Methode erhielt ich besonders im Sommer und Herbst schwankende Bestandszahlen, weil viele Wasseramseln nicht seßhaft waren, der dichte Uferbewuchs die Feststellung der einzelnen Vögel erschwerte und diese sich auch zeitweilig (gerade zur Mauserzeit) scheu verhielten und versteckten. Deshalb habe ich die Ermittlung der Brutreviere zur Grundlage der Bestandsaufnahme genommen. Die Kartierung erfolgte nach folgenden Gesichtspunkten:

1. Ständig besetzte Brutreviere:

Die Reviere sind fast regelmäßig während der Brutzeit von Brutpaaren besetzt. Bruten meistens erfolgreich, Nistplätze relativ sicher.

2. Nicht ständig besetzte Brutreviere:

Reviere manchmal unbesetzt oder nur zu einem Teil der Brutzeit besetzt. Bruten öfter nicht erfolgreich. Zuweilen nur unfertige Moosnester. Nester mit zerstörten Gelegen oder toten bzw. geraubten Nestlingen vorgefunden. Nistplätze meist ungünstig.

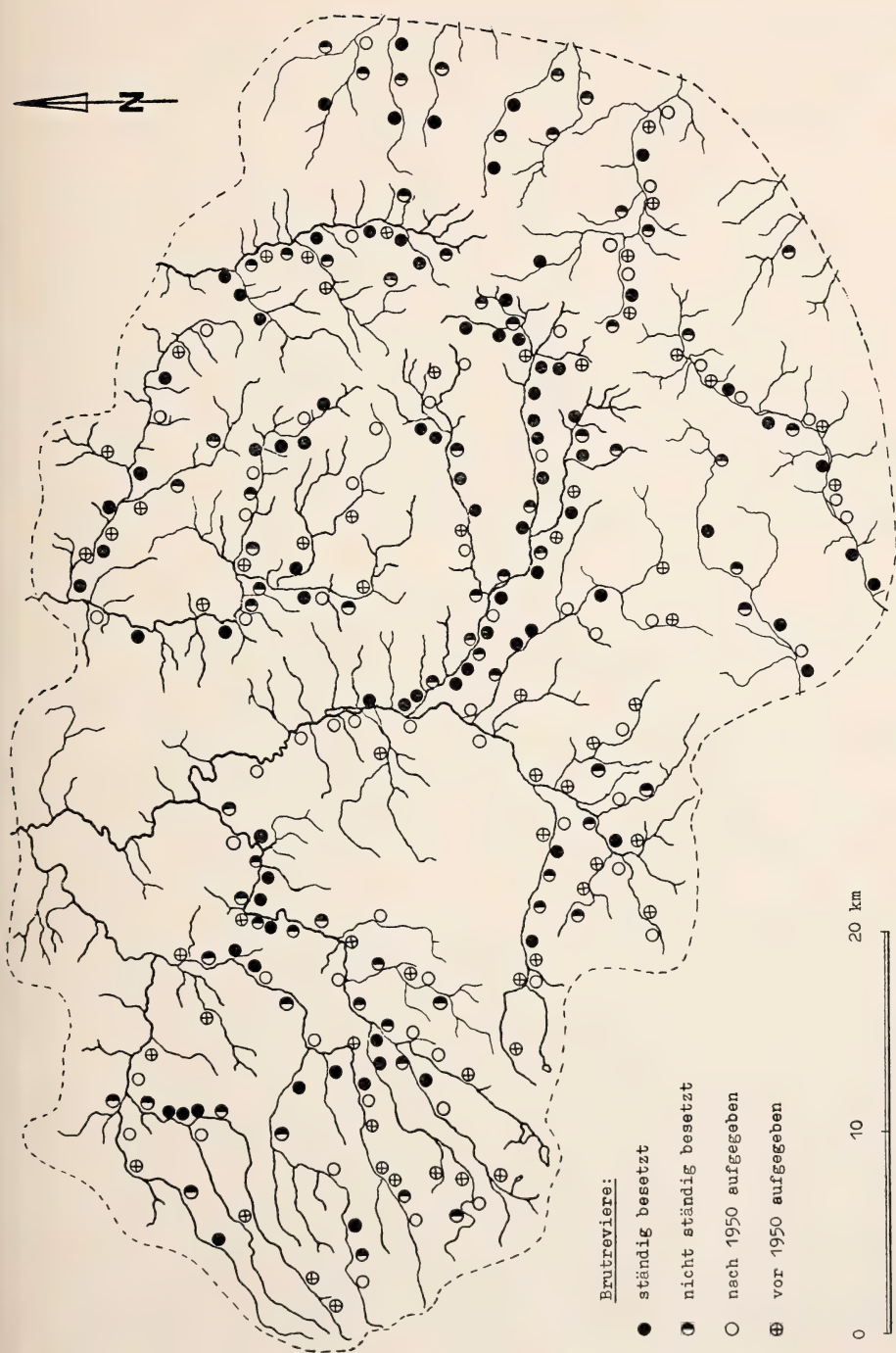


Abb. 2: Bestand an Brutrevieren der Wassermusel im Untersuchungsgebiet

3. Nach 1950 aufgegebene Brutreviere:

Durch anthropogene Veränderungen der Fließgewässer bedingt.

4. Vor 1950 aufgegebene Brutreviere:

Durch anthropogene Veränderungen der Fließgewässer bedingt.

Die Bestandsaufnahme erfolgte 1965—1972. Die Brutreviere sind in Abbildung 2 und Tabelle 3 eingetragen. Insgesamt konnten an einer Gesamtlänge von 522 Kilometern Gewässerlauf im Gebiet 87 ständig besetzte und 72 nicht ständig besetzte Brutreviere festgestellt werden. Durchschnittlich waren jährlich etwa 50 % der gelegentlich besetzten Reviere von einem Brutpaar bewohnt. Somit befanden sich im Untersuchungsgebiet pro Jahr durchschnittlich 123 besetzte Brutreviere (= Brutpaare) der Wasserramseln. Es muß allerdings damit gerechnet werden, daß einzelne Brutreviere im weitverzweigten Gewässernetz unentdeckt blieben (höchstens 5 Reviere). Weitere 122 Reviere waren, soweit ich es selbst beobachten oder durch glaubwürdige Zeugen ermitteln konnte, in den vergangenen Jahren bis Jahrzehnten aufgegeben worden.

II. Bestandsschwankungen und Bestandsentwicklung

Im Laufe eines Jahres änderte sich der Bestand an Wasserramseln periodisch. Durch die heranwachsenden Jungvögel erreichte die Population am Ende der Brutzeit (Juli) die höchste Bestandsdichte. Darauf wanderten viele Jungvögel und einzelne Altvögel aus dem Gebiet flußab- und aufwärts weg. Die Zuwanderung schloß manche Lücken im Bestand, die vor allem im Winterhalbjahr durch Verluste entstanden. So konnte ich im Februar bis Mai, also im Spätwinter bis zur Mitte der Brutzeit, die niedrigsten jährlichen Bestandszahlen ermitteln (Brutbestand).

Auch im Vergleich der aufeinanderfolgenden Jahre änderte sich der Bestand. Als Gründe für die Abnahme der Zahl besetzter Brutreviere kommen verschiedene Faktoren in Frage, die im folgenden besprochen werden sollen. Abnahme des Populationsdruckes wirkte sich in den einzelnen Gewässern so aus, daß nur die optimalen Reviere aufgesucht wurden, Zunahme führte auch zur Besetzung der weniger geeigneten Reviere.

Die Untersuchung der Nistbauweise in natürlichen Bachläufen ohne menschliche Bauwerke und in Gewässern, die Brücken, Mauern und Mühlen aufwiesen (Jost 1967), zeigte, daß *Cinclus* infolge seines engen Anschlusses an Wassermühlen und Brücken als Kulturfollower zu bezeichnen ist. Der Mensch hat schon früher einen wesentlichen Einfluß auf die Bestandsentwicklung dieser Art ausgeübt. Während die Zahl der Brutpaare vor Jahrhunderten durch den Bau von Holz- und Steinbrücken, ober- und unterschlächtigen Wassermühlen und Mühlengräben erheblich zugenommen ha-

ben muß, verringert sich heute (besonders seit 1950) wegen der Beseitigung dieser alten Bauwerke an den Fließgewässern die Zahl der günstigen Nistplätze und Brutreviere und damit der Bestand fortlaufend.

E. DIE WASSERAMSEL ALS GLIED IM ÖKOSYSTEM DES FLIESSGEWÄSSERS

I. Zur Ökologie der Fließgewässer

1. Kennzeichen der Fließgewässer

Gegenüber den stehenden Gewässern unterscheiden sich die Fließgewässer durch folgende charakteristische Kennzeichen:

Die horizontale Gliederung: Die Verzweigung bis in kleinste durch ihren Zusammenfluß miteinander in Verbindung stehende Wasserläufe (Gewässernetz, Gewässersystem) und die dadurch bedingte große Länge.

Die gewaltige Ausdehnung der Uferränder eines Flußsystems: Dadurch besteht eine enge Wechselwirkung mit dem Niederschlagsgebiet. Fließgewässer sind „offene Systeme“ im Gegensatz zu den Seen (Thienemann, A. 1955).

Die relativ gering entwickelte Vegetation, aber die dichte tierische Besiedlung: Dieses Mißverhältnis zwischen der pflanzlichen und tierischen Biomasse in Flüssen erklärt sich durch eine ständige Nahrungszufuhr von außen. Deshalb sind Fließgewässer vom energetischen Standpunkt aus gesehen unvollständige Ökosysteme (Odum 1967).

Das ständig in eine Richtung fließende Wasser: Die Strömung ist die gestaltende und allseitig wirkende Kraft im Fließgewässer, der alle Wasserorganismen ausgesetzt sind.

2. Die Gliederung des Fließgewässers in seinem Lauf (Längsprofil)

K. Müller (1951) hat die Grenzen der Fischregionen an der Fulda ermittelt. Durch statistische Besiedlungsanalysen an verschiedenen den Gewässerboden besiedelnden Insekten-Ordnungen konnte Illies (1953, 1961 b) nachweisen, daß deren Artengefüge parallel zum Auftreten der Fischarten von Zone zu Zone wechselt. Den ökologischen Faunenwechsel hat er an Hand von Artwechselkurven aufgezeigt. Wie in der Fischbesiedlung schon lange nachgewiesen, stellte Illies auch im Vorkommen der Bodentiere (Benthos) eine Dreiteilung des Gebirgsbaches fest, da dieser in drei Abschnitten seines Verlaufes jeweils eine gewisse Konzentrierung zahlreicher typischer Arten aufweist (Charakterarten). Damit ist nachgewiesen, daß die drei biologisch-physiographischen Bergbach-Abschnitte abgrenzbare biozönotische Einheiten des Ökosystems „Gebirgsbach“ darstellen. Die natürlichen Grenzen dieser Regionen sind im Verlauf der Fulda: die Mündung des Maiersbaches (= Grenze zwischen der oberen und unteren Forellenregion), die Mündung der Lütter (= Grenze zwischen der unteren

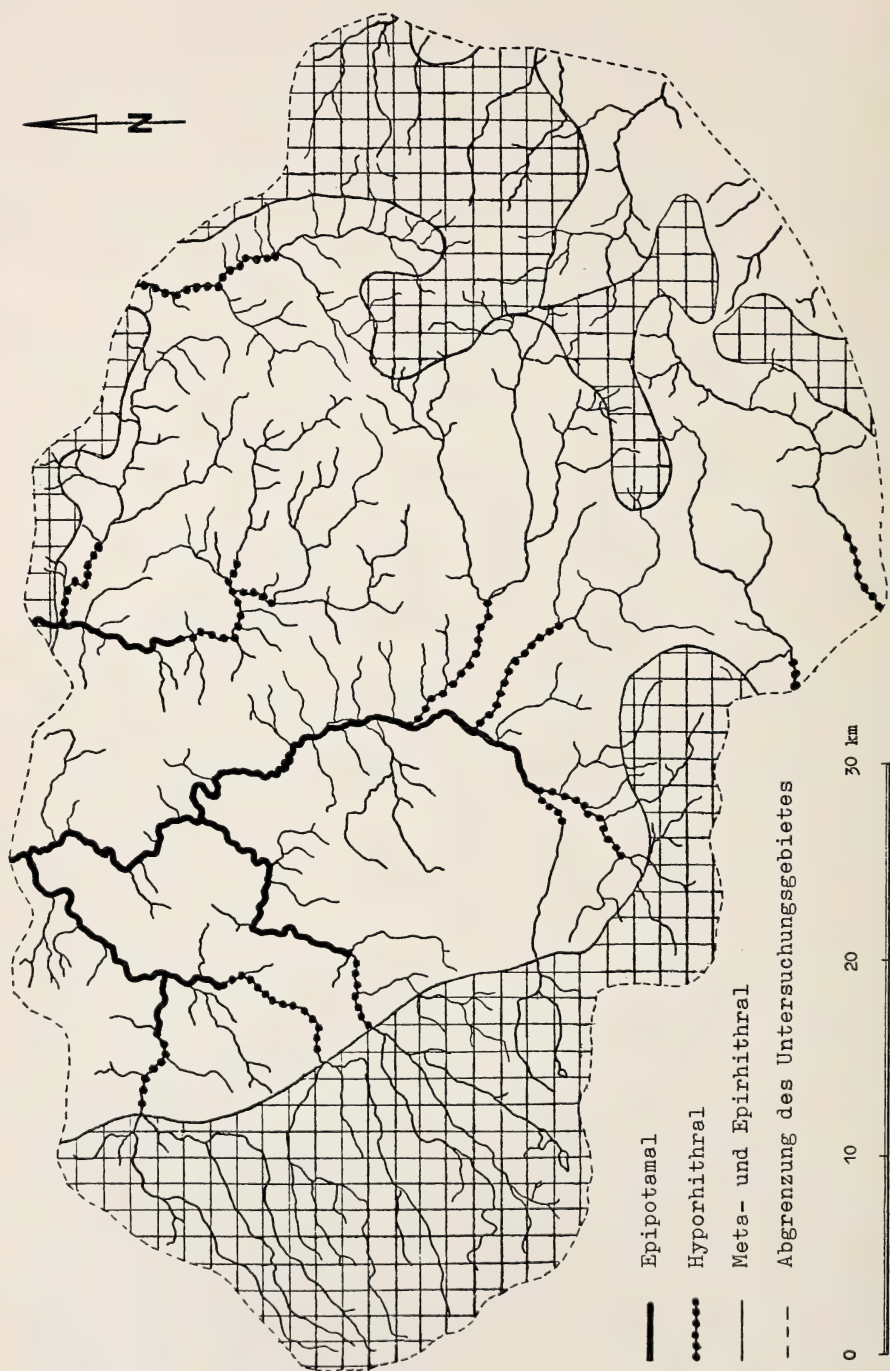


Abb. 3: Gliederung der Fließgewässer und Geologie des Untersuchungsgebietes. Fläche kariert = Basaltschild des Vogelsberges im Westen, Basalt- und Phonolithgebirge über Triasrestschichten im Süden, Osten und Norden. Fläche nicht kariert = Teil der Hessischen Buntsandsteintafel.

Forellenregion und der Äschenregion) und die Mündung der Fliede (= Grenze zwischen Äschen- und Barbenregion, Abb. 3).

Nirgends sonst im Verlauf des Fließgewässers tritt ein ähnlich abrupter Wechsel der Fauna auf wie zwischen der unteren Salmoniden- und der Barbenregion. Offensichtlich haben wir hier biozönotisch die Entsprechung für den biotopmäßigen und geographischen Unterschied zwischen „Bach“ (= Oberlauf) und „Fluß“ (= Unterlauf). Eine ganz erhebliche Zahl von Tierarten, Gattungen und selbst Familien findet gerade hier ihre Verbreitungsgrenze.

Aus bestimmten Gründen schlug Illies (1961 b, 1973) vor, die für Mitteleuropa traditionellen Namen Salmoniden- und Cyprinidenregion aufzugeben und statt dessen die Begriffe *Rhithral* (für den Bachbiotop und Rhithron für die darin lebende Biozönose) beziehungsweise *Potamal* (für den Flußbiotop und Potamon für die Biozönose) einzuführen. Die Gliederung der Gewässer des Untersuchungsgebietes in diese ökologischen Einheiten (Abb. 3) erfolgte nach dem Wasserwirtschaftlichen Rahmenplan Fulda (1964), Illies (1953) und K. Müller (1951).

Tabelle 2: Gliederung des Laufes der Fließgewässer
(nach Illies 1961 a, 1973, K. Müller 1951 und Steffan 1965)

Leitform	Ältere Bezeichnung		Neue Bezeichnung des Typus nach Illies
	Quell- Region	Quell- Region	
<i>Salmo trutta fario</i>	Obere Salmoniden- Region	Obere Forellen- Region	Epirhithral
<i>Salmo trutta fario</i>	Mittlere Salmoniden- Region	Untere Forellen- Region	Metarhithral—Rhithral
<i>Thymallus thymallus</i>	Untere Salmoniden- Region	Äschen- Region	Hyporhithral
<i>Barbus iluviatilis</i>	Oberlauf Cypriniden- Region	Barben- Region	Epipotamal
<i>Abramis brama</i>	Unterlauf Cypriniden- Region	Brassen- Region	Metapotamal—Potamal
<i>Acerina c., Pleuronectes flesus</i>	Kaulbarsch- Flunder- Region	Kaulbarsch- Flunder- Region	Hypopotamal

Der übersichtlichen Aufteilung des gesamten Fließwasserlaufes in Bachabschnitt (Rhithral) und Flußabschnitt (Potamal) liegen durchschnittliche Meßwerte zugrunde. Wir finden aber in kurzen Gewässerabschnitten und bei speziellen Messungen Bedingungen vor, die weit vom Mittelwert der Region abweichen können. Gehen wir an einem Bach entlang, so finden wir regelmäßig Strecken mit relativ schneller Strömung, lotische Bezirke, und auch Abschnitte mit langsamem Abfluß, lenitische Bezirke. Die Länge dieser Bezirke verändert sich in der Fließrichtung. Während im Bach die „Schnellen“ deutlich länger sind als die „Kolke“, bilden im Unterlauf die Ruhigwasserbezirke fast den ganzen Lauf, die Schnellen treten nur noch als kurze Unterbrechungen meist in Form von Wehren auf.

Im folgenden sollen die wesentlichen Merkmale der einzelnen Regionen der Fließgewässer dargestellt werden (teilweise nach Illies 1961 a und b, K. Müller 1951, Strenzke, 1963, Ulmer 1923):

a) Die Quellregion ist im Sommer die kälteste und im Winter die wärmste Zone des Fließgewässers. Das Grundwasser, das hier an die Erdoberfläche kommt, hat bei sehr geringer Amplitude der Temperatur-Monatsmittel eine Jahresdurchschnittstemperatur von etwa $7-10^{\circ}\text{C}$. Sowohl lenitische und rheophile Wasserorganismen als auch feuchtigkeitsliebende Lufttiere kommen zusammen vor.

b) Die Bachregion zeigt die Merkmale des Fließgewässers am deutlichsten. Lotische Bezirke überwiegen auffällig.

Rhithral: Infolge der starken Strömung besteht der Untergrund aus Felsblöcken, grobem Geröll (Epirhithral: Strömungsgeschwindigkeit bis zu 120 cm/sec.), Kiesel und Sand (Metarhithral: 35 cm/sec.). Wegen der unterschiedlichen Sedimentation treten Wirbelbildungen und rückläufige Strömung auf. Auch durch Bildung von Strömungsschatten an den aus dem Wasser ragenden Steinen ist die Bewegung des Wassers in den kleineren Bereichen des Gewässers sehr unterschiedlich. Die Teilchengröße des Substrates im Hyporhithral (Kies, Sand und etwas Schlamm) weist auf die geringere Strömungsgeschwindigkeit von etwa $12-20\text{ cm/sec.}$ hin.

Insgesamt herrscht überall infolge der geringen Tiefe, der starken Turbulenz und hohen Strömungsgeschwindigkeit eine O_2 -Sättigung. Die Wasserführung ist relativ konstant. Das Licht gelangt bis zum Gewässerboden.

Die Jahresamplitude der Monatsmittel der Wassertemperatur wächst mit zunehmender Quellentfernung. Das Rhithral reicht von der Quelle bis zur Temperaturamplitude von etwa 20°C .

Rhithron: Im Gegensatz zur Quellregion zeigt die Vegetation wegen der starken Strömung nur eine geringe Entfaltung. Von großer Bedeutung als „Weide“ vieler Benthosorganismen sind die Diatomeenüberzüge auf den untergetauchten Steinen. Im Strömungsschatten der Steine halten sich viele Algen und die dichten flutenden Büschel von *Fontinalis antipyretica*. An langsam strömenden Stellen sind *Callitriche spec.* und *Ranunculus fluitans* (besonders in der Äschenregion) zu finden. Während *Petasites hybridus* ganze Bachstrecken im Epi- und Metarhithral begleitet oder überwächst, zeigt das Meta- und Hyporhithral in natürlichen Abschnitten einen regelmäßigen lockeren Uferbestand von Alnus- und Salixgehölzen sowie Bachröhrichtbestände mit *Glyceria spec.* und *Calamagrostis spec.* Auf den aus dem Wasser ragenden Steinoberseiten befinden sich andere Moosarten als auf den teilweise oder ständig untergetauchten Steinseiten (Wuchszonen).

Die Zoozönose besteht aus mehr oder weniger kaltstenothermen, rheobionten und polyoxybionten Organismen.

Charakt. Tierformen: Ephemeroptera (Ecdyonuridae, Ephemerellidae, Leptophlebiidae), Plecoptera (Leuctridae, Nemouridae), Diptera (Blepharoceridae, Simu-

liidae), Coleoptera (Elmidae, Helodidae), Trichoptera (Rhyacophilidae, Odontoceridae, Glossosomatidae, Philopotaminae), Gastropoda (Ancyliidae). Pisces (Charakterarten des Epirhithrals sind: *Salmo trutta fario*, Bachforelle; *Salmo irideus*, Regenbogenforelle; *Cottus gobio*, Koppe; *Lampetra planeri*, Bachneunauge; u. a. Charakterarten des Metarhithrals sind: *Phoxinus phoxinus*, Elritze; *Nemachilus barbatulus*, Schmerle; *Anguilla anguilla*, Aal; u. a. Für das Hyporhithral sind charakteristisch: *Thymallus thymallus*, Äsche; *Squalius cephalus*, Döbel; *Gobio gobio*, Gründling; *Esox lucius*, Hecht; u. a.).

c) Die Flußregion der Fulda reicht nur mit dem Epipotamal in das Untersuchungsgebiet (Abb. 3). Die Ruhigwasserabschnitte dominieren und sind oft viele hundert Meter lang, tief und schlammig. Hier und da durchzieht eine Stromschnelle mit grobem Schotter, Kies und flachem Wasser den Fluß.

P o t a m a l : Die überwiegend langsame Strömung (etwa 10–15 cm/sec) bedingt eine ausgeprägte Sedimentation von Sand und Schlamm in den oberen Flußstrecken daneben noch Schotter und Kies. Die Strömung verläuft mehr oder weniger laminar, nicht gestört durch Steine, die aus dem Wasser ragen. Die Strömungsgeschwindigkeit ist auf der Flußsohle niedrig. Das Gewässer ist viel breiter geworden. Der Wasserstand ist viel höher als im Rhithral. In der Tiefe besteht Sauerstoff-Defizit durch Faulschlamm und zu geringe Durchmischung des Wassers. Auf dem Grund kommt es zu teilweiser bis völliger Lichtextinktion.

Das Potamal hat mehr als 20° C Temperaturamplitude der Monatsmittel.

P o t a m o n : Die Ufervegetation besteht aus Röhrichtbeständen und Gehölzen von *Salix spec.* und *Alnus glutinosa*. Im Wasser findet man streckenweise üppigen Bewuchs von *Ranunculus fluitans*, *Callitriche spec.*, *Elodea canadensis* u. a.

Das Epipotamon ist durch einen einschneidenden Faunenwechsel gegenüber dem Hyporhithron gekennzeichnet. Das Plankton ist in Buchten und Altwasserarmen stellenweise reich entwickelt. Unter den Benthos- und Nektontieren sind eurytherme und rheotolerante Arten mit großer ökologischer Valenz, deren eigentliches ökologisches Optimum in stehenden Gewässern liegt und die nicht im Rhithral vorkommen, charakteristisch.

Einige kennzeichnende Tierformen: Ephemeroptera (Siphonuridae, Potamanthidae), Plecoptera (Perlidae), Diptera (Chironomariae, Culicidae, Tabanidae), Hemiptera (Notonectidae), Coleoptera (Haliplidae, Dytiscidae), Trichoptera (Leptoceridae, Hydroptilidae), Pisces (*Barbus barbus*, Barbe; *Gasterosteus spec.*, Stichling; *Tinca tinca*, Schleie; *Acerina cernua*, Kaulbarsch; *Lota lota*, Quappe; u. a.).

3. Der Aufbau des Ökosystems Fließgewässer (Querprofil)

Jedes Fließgewässer als übergeordnetes Ökosystem zeigt nicht nur in seinem Lauf eine Gliederung in ökologische Einheiten, sondern ist auch in seinem vertikalen Aufbau ein „hierarchisches Biozönsystem“ (Steffan 1965). Betrachten wir einen Fließgewässerquerschnitt, so können wir im Gegensatz zum tiefen stehenden Gewässer nur eine sehr geringe Schichtung erkennen.

Ein Neuston gibt es im allgemeinen im Rhithron nicht, nur im Strömungsschatten mancher Steinblöcke oder in strömungsgeschützten kleinen Uferbuchten können sich einzelne Organismen dieser Stratozönose halten (z. B. Stoßwasserläufer, Veliidae). Das Nekton des Fließgewässers ist durch mehrere charakteristische Fischarten vertreten. Die Organismengruppe des Plankton fehlt im

Rhithron ganz, tritt aber im Potamon auf und wird hier ständig ergänzt aus den Beständen in den Buchten und mit dem Fluß verbundenen Altwässern. Der wichtigste Unterschied der Fließgewässer zum See besteht darin, daß nahezu die gesamte tierische wie pflanzliche Besiedlung dieses Lebensraumes zum Benthos gehört (Schwoerbel 1966).

II. Die autökologische Kennzeichnung der Wasserramsel

1. Die Verteilung der Brutreviere im Untersuchungsgebiet

a) Vergleich der Flußsysteme

Als erste Aufgabe der ökologischen Erforschung der Vogelwelt bezeichnet Palmgren (1941) die Festlegung der Vogelbestände. Die Kenntnis der Verteilung der Brutreviere im Populationsgebiet gibt uns die ersten Hinweise auf Beziehungen zu bestimmten Umweltbedingungen. Die Bestandskarte der Brutreviere (Abb. 2) zeigt an, daß sich die Paare im Gewässernetz des Untersuchungsgebietes ungleichmäßig angesiedelt hatten. Aus Tabelle 3 sind die unterschiedlichen Bestandszahlen der einzelnen Flußsysteme zu ersehen.

b) Verteilung in den Flußsystemen in Beziehung zur Höhenlage

Auch die Verteilung der Brutreviere innerhalb der Flußsysteme war nicht gleichmäßig. Im Flußsystem der Fulda konnte ich eine Konzentrierung der Brutreviere zwischen 235—350 m feststellen (Abb. 4). Den am niedrigsten gelegenen Nistplatz des Fuldasystems und des Untersuchungsgebietes fand ich an der Lüder in 235 m, den am höchsten gelegenen unweit der Fuldaquelle in 750 m ü. NN.

In der Literatur werden nur die Grenzen der vertikalen Verbreitung, aber nicht die Verteilung der Reviere im Lauf der Gewässer bei verschiedener Höhenlage angegeben. Nach Wichtrich (1937) kommt die Wasserramsel in dem der Rhön benachbarten Thüringer Wald bis 800 m vor. Ähnlich wie in meinem Untersuchungsgebiet ist *Cinclus* im Westharz (Skiba 1967) bis in etwa 550 m ü. NN verbreiteter Brutvogel, von da bis 700 m brütet er selten und über 700 m sehr selten. Dagegen berichtet Süß (1972), daß im Mittelerzgebirge 17 von ihm gefundene Brutreviere in 400—887 m (9 davon in 777—887 m) lagen. Die Grenze der Höhenverbreitung liegt nach Creutz (1966) in den Mittelgebirgen bei 800—1 000 m, in den Alpen bei etwa 2 000 m ü. NN; er sagt weiter: „Als untere Verbreitungsgrenze nennen mehrere Faunisten übereinstimmend 300 m“. Diese Feststellung trifft für mein Untersuchungsgebiet nicht zu, wo die geschlossene Besiedlung bis hinab in 235 m reicht.

c) Unterschiedliche Besiedlungsdichte

Entsprechend der linearen Verbreitung der Wasserramsel kann die Dichte der Besiedlung in Brutpaare/Gewässerkilometer ausgedrückt werden. Im Vergleich der drei Gewässerregionen des Untersuchungsgebietes betrug die Siedlungsdichte:

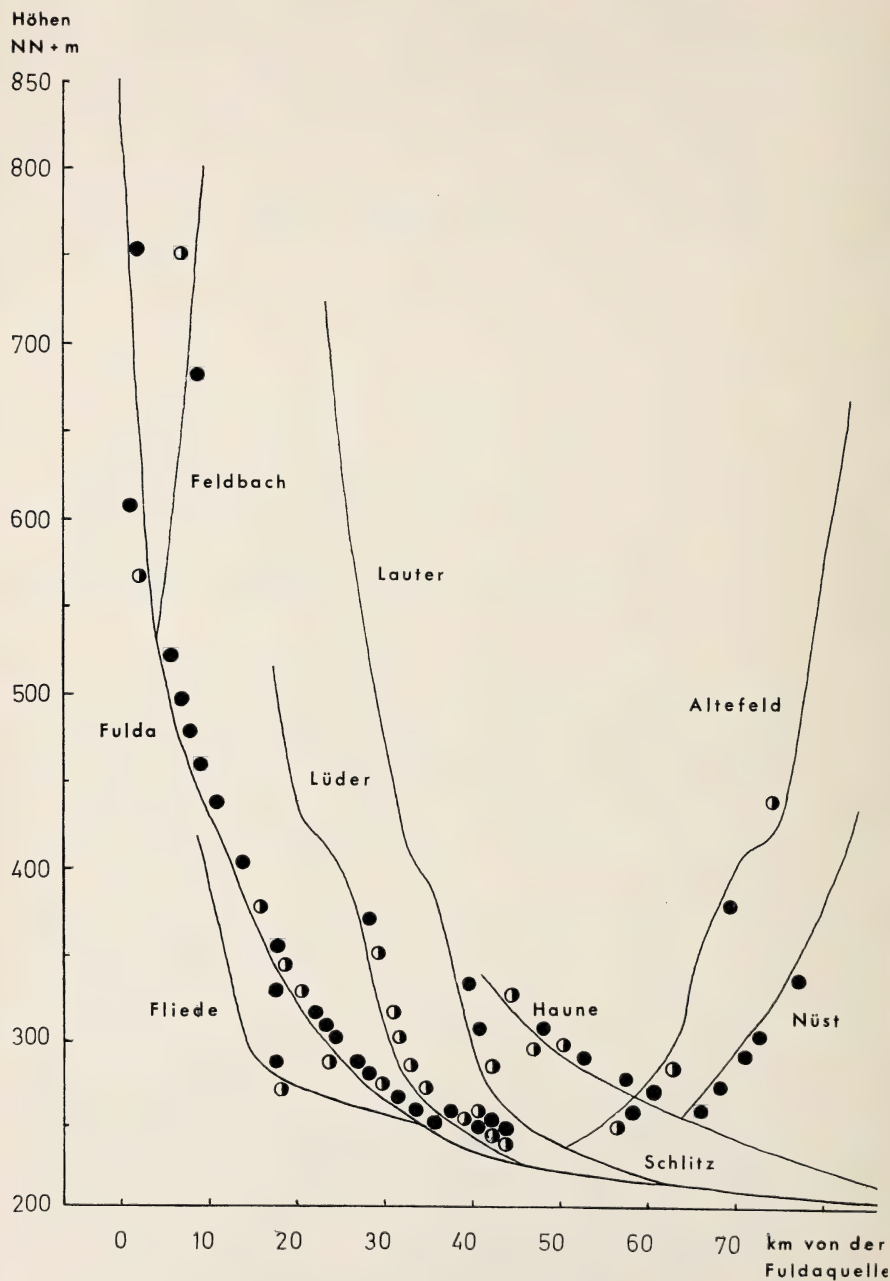


Abb. 4: Höhenverhältnisse im Flußsystem der oberen Fulda und die Lage der Brutreviere von *Cinclus* (Gewässerverlauf nach dem Wasserwirtschaftlichen Rahmenplan Fulda 1964). Brutreviere ○ = ständig besetzt, ● = nicht ständig besetzt.

Ep- und Metarhithral	1 Brutpaar / 4,1 km Gewässer
Hyporhithral	1 Brutpaar / 2,7 km Gewässer
Epipotamal	1 Brutpaar / 8,7 km Gewässer
<hr/>	
Untersuchungsgebiet durchschnittlich	1 Brutpaar / 4,2 km Gewässer

Demnach war das Rhithral (insbesondere das Hyporhithral) im Untersuchungsgebiet am dichtesten besiedelt. *Das Ökosystem des Rhithrals ist der typische Lebensraum der Wasseramsel.* Zusammenfassend ergab sich für das Rhithral im Untersuchungsgebiet eine Siedlungsdichte von 1 Brutpaar/3,8 km.

Diese Berechnung konnte bei Zugrundelegung größerer Gewässerabschnitte oder Flußsysteme nicht zur Bestimmung der durchschnittlichen Revierlänge verwendet werden, da mehr oder weniger große Gewässerstrecken stets oder zeitweise unbesiedelt waren. Dies traf besonders für das Epipotamal zu, welches die deutlich geringste Besiedlungsdichte hatte. Brauchbare Näherungswerte der durchschnittlichen Revierlänge erhielt ich mit diesem Verfahren nur dort, wo die Reviere unmittelbar aneinandergrenzten und ein geschlossenes Siedlungsband bildeten (siehe Kapitel Reviergröße). Dann konnten bei Untersuchung relativ kurzer Gewässerabschnitte Besiedlungsdichte und durchschnittliche Revierlänge einander entsprechen. Schon Schuster (1953) hat in der Gefällszone des östlichen Vogelsberges die Siedlungsdichte bestimmt und fand an einer 4,1 km langen Bachstrecke meist 4 Paare, was eine Besiedlungsdichte bzw. durchschnittliche Revierlänge von etwa 1 Brutpaar/1 km ergibt.

Bei den bisherigen Bestandsaufnahmen der *Cinclus*-Populationen wurde die angegebene limnologische Gliederung der Fließgewässer nicht berücksichtigt. Doch dürfte es sich bei den Fließgewässern, in denen Zählungen vorgenommen wurden, um Rhithralabschnitte handeln. Die Auswertung der von Moll (1967) und Mitarbeitern an der Rur und ihren Nebengewässern und der von H. Kramer (1968 a) und Mitarbeitern an der Ahr und Erft durchgeführten Bestandserhebungen ergab Siedlungsdichten für die Brutzeit, die nahe bei dem eigenen festgestellten Dichtewert für das Rhithral liegen. Der Vergleich dieser Werte mit den eigenen ist deshalb ungenau, weil jene Zählungen nicht auf der Anzahl der Brutpaare, sondern auf der Zahl der beobachteten Wasseramseln beim Abschreiten der Bachläufe beruhen.

Klein und Schaack (1972) haben den Wasseramselbestand (Anzahl der Brutpaare) des Flußsystems der Kinzig (Main), das im Südwesten unmittelbar an mein Untersuchungsgebiet angrenzt, ermittelt. Sie legten ihrer Berechnung 260 km der Gesamtlänge von 472 km des Kinzigsystems zugrunde, weil nur in dieser Teilstrecke „aufgrund der Gefälleverhältnisse, der Wassertiefe, Bachbreite und auch Ufervegetation mit dem Vorkommen der

Wasseramsel zu rechnen ist". In dieser ungefähr das Rhithral der Kinzig erfassenden Strecke stellten sie eine Siedlungsdichte von durchschnittlich 1 Brutpaar/3,7 km Gewässerlänge fest, die recht genau dem eigenen Dichtewert von 1 Brutpaar/3,8 km für das Rhithral entspricht.

2. Ursachen der unterschiedlichen Besiedlungsdichte

a) Anthropogene Einflüsse

(1) Baumaßnahmen

Solange der Mensch Holz-, Stein- und Metallbrücken und Mühlen an den Gewässern errichtete sowie Ableitungsgräben zur Bewässerung oder zum Antrieb der Mühlräder schuf, schädigte er die Lebewelt kaum, er förderte eher damit die Biozönosen durch die Entstehung neuer Rheobiotope. Sowohl *Cinclus* wie auch die Flußperlmuschel (*Margaritifera margaritifera*) und der Flußkrebs (*Astacus fluviatilis*) nutzten im Untersuchungsgebiet diese für sie besonders günstigen Brut- und Nahrungsstellen und vermehrten sich.

Im Gegensatz dazu wirkten sich aber die anthropogenen Einflüsse an Fließgewässern seit Beginn der Industrialisierung immer mehr zum Schaden und in manchen Gewässern schon zur Vernichtung der Lebensgemeinschaften aus.

Durch Stillegung und Umbau der Mühlen, durch Begradigung und Ausbau der Fließgewässer und das Abschlagen der Ufergehölze wurden im Laufe der vergangenen Jahrzehnte zahlreiche Reviere im Untersuchungsgebiet von der Wasseramsel aufgegeben, vor allem im östlichen Vogelsberg und im Flußsystem der Fliede. Nur im Mittel- bis Unterlauf der Lüder (im Epipotamal) fand ich in Betrieb befindliche Wassermühlen. Hier brütete auch noch im Mühlengebäude (in Radkammern) oder nahe an der Mühle jeweils ein Wasseramselpaar, wie es in früheren Zeiten im Gebiet allgemein gewesen sein muß. Auf der Bestandskarte (Abb. 2) fallen diese Reviere deutlich auf, weil in der Umgegend alle anderen entsprechenden Mühlenbiotope durch den Menschen bereits vernichtet worden sind.

Die verschiedenen Baumaßnahmen an Fließgewässern waren in den vergangenen Jahrzehnten und sind noch heute die für die Bestandsabnahme der Wasseramsel bedeutungsvollsten Umweltfaktoren. Die große Zahl der aufgegebenen Brutreviere (Tab. 3) ist die Folge der menschlichen Bautätigkeit. Folgende Maßnahmen wirken bestandsmindernd:

Umbau von Mühlen: Entfernung der Mühlräder, Einbau von Turbinen, Ausfugen der Mauern, Entfernung der Radkammern u. a.; Zuschütten der Mühlgräben; Abschlagen der Ufergehölze; technischer Gewässerausbau der Bauämter: Regulationen, Begradigungen, Befestigungen der Ufer besonders durch Beton- und Steinpackungen; Beseitigung der Holz-, Stein- und Metallbrücken, Bau von Betonbrücken ohne Nischen und Höhlungen. Für andere

Gebiete führte auch die Wasserentnahme aus Fließgewässern durch die Industriebetriebe und E-Werke zur Aufgabe vieler Wasseramselreviere (Richter 1962).

(2) Verunreinigung des Wassers

Im Wasser liegende Eimer, Autoreifen, Ziegelsteine, Autowracks und ähnlicher Müll stören die Wasseramsel nicht, wirken manchmal sogar begünstigend, weil diese Teile als Jagdansitz verwendet werden. Dagegen stellt die zunehmende chemische Verunreinigung des Wassers eine große Gefahr für den Bestand dar. Im älteren wie im neuen Schrifttum findet man allgemein die Feststellung, daß *Cinclus* „reines Wasser“ benötige (schon Chr. L. Brehm 1822). Nach Kramer (1968) darf man die Wasseramsel „mit gutem Recht als limnologischen Indikator für saubere Mittelgebirgsbäche“ betrachten. Entsprechend findet man seit der zunehmenden Gewässerverschmutzung den Hinweis, daß *Cinclus* verunreinigte Gewässer verläßt und meidet. Man ist allgemein der Ansicht, daß die Bestandsabnahme der Wasseramsel in erster Linie auf die Verschmutzung der Fließgewässer zurückzuführen sei (Gebhardt-Sunkel 1954, Creutz 1966, Löhl 1968). Als Begründung wird angeführt, daß die Nahrungstiere durch die Abwässer zugrunde gehen. „Ihre Nahrung — Krebse, Larven und sonstiges Wassergetier — findet die Wasseramsel nur in sauberem Wasser“ (Gülle 1971). Nach Fischer (1914) ist die Wasseramsel ein Kulturflüchter: „Er verträgt sich nicht mit der Nachbarschaft von Fabriken.“

Nach der biologischen Wasseranalyse durch Liebmann (1962) werden die durch organische Verunreinigungen belasteten Fließgewässer unter Angabe von Leitorganismen in Wassergüteklassen oder Zustandsklassen eingeteilt (Tab. 4). Von den Nahrungstieren der Wasseramsel reagieren z. B. *Rhithrogena semicolorata*, *Oligoneuriella rhenana* und *Planaria gonocephala* als typische Reinwasserformen außerordentlich empfindlich auf jede Wasserverunreinigung. Andere freilich, wie *Haprophlebia lauta* oder die Gattung *Hydropsyche*, sind auffallend resistent gegen eine solche. Auch *Perla bipunctata* kann, wenn genügend Sauerstoff vorhanden ist, z. B. im steinigen Bachbett mit stärkerer Strömung, erhebliche Mengen von organischer Verunreinigung ertragen. *Gammarus pulex* kommt ähnlich wie die Wasserassel *Asellus aquaticus* sowohl in reinen als auch in belasteten Fließgewässern vor. Der Schlammegel *Herpobdella octoculata* ist regelmäßig im Vorfluter unterhalb der Einleitung städtischer Abwässer und solcher organischer Art aus Fabriken anzutreffen. Es sind also selbst im stark verunreinigten Fließgewässer (Zustandsklasse III), besonders in den lotischen Bezirken, noch einige Nahrungstierarten der Wasseramsel vorhanden.

Bisher fehlen Angaben darüber, welcher Grad der Verunreinigung des Wassers die Wasseramsel zur Aufgabe der Reviere zwingt. Kommt *Cinclus* nur in „natürlichen“ Gewässern mit reinem Wasser vor? Schon zur Zeit meiner Untersuchungen wurden die meisten Fließgewässer des Untersuchungsgebietes durch häusliche und gewerbliche Abwässer verunreinigt. Wie die Abbildung 5 zeigt, führte nur noch das Epirithral der meisten Bäche im strengen Sinne sauberes Wasser. Die meisten größeren Gewässer waren oligo- und mesosaprob, einige Gewässerabschnitte sogar polysaprob.

Tabelle 4: Zustandsklassen der Wasserverunreinigung und Vorkommen der Wasseramsel

Zustandsklassen	Einige Leitorganismen und häufige Tiere dieser Klassen (nach Liebmann 1962), zum größten Teil Nahrungstiere der Wasseramsel	Brutvorkommen der Wasseramsel
I oligosaprob kaum verunreinigt	<p><i>Fontinalis antipyretica</i>, Quellmoos <i>Planaria alpina</i>, <i>P. gonocephala</i>, Strudelwurm <i>Margaritifera margaritifera</i>, Flußperlmuschel</p> <p>Ephemeroptera, Eintagsfliegenlarven</p> <p><i>Helmis mauegi</i>, Hakenkäfer</p> <p>Trichoptera, Köcherfliegenlarven</p> <p> { <i>Oligoneuriella rhenana</i> <i>Rhithrogena semicolorata</i> <i>Ecdyonurus fluminum</i> { <i>Agapetus fuscipes</i> <i>Goera pilosa</i> <i>Apatania muliebris</i> u. a. </p>	regelmäßig, Nahrungsplätze im Haupt- und evtl. im Nebengewässer, hohe Siedlungsdichte
II β-mesosaprob mäßig verunreinigt	<p><i>Polycelis cornuta</i>, Strudelwurm <i>Ancylus fluviatilis</i>, Flußnapfschnecke <i>Pisidium cinereum</i>, Erbsenmuschel</p> <p>Ephemeroptera, Eintagsfliegenlarven</p> <p> { <i>Cloeon dipterum</i> <i>Habrophlebia lauta</i> <i>Hydropsyche lepida</i> <i>Potamanthus luteus</i> </p>	regelmäßig, Nahrungsplätze im Haupt- und evtl. im Nebengewässer, hohe Siedlungsdichte
III α-mesosaprob stark verunreinigt	<p><i>Chironomus plumosus</i>, Zuckmückenlarve <i>Herpobdella octoculata</i>, Schlammegel <i>Asellus aquaticus</i>, Wasserassel</p>	wechselnd, abhängig von nahrungsreichen Nebengewässern, mittl. Siedlungsdichte
IV polysaprob außerordentlich stark verunreinigt	<p><i>Sphaerotilus natans</i>, Abwasserpilz <i>Tubifex tubifex</i>, Roter Schlammwurm <i>Chironomus thummi</i>, Rote Zuckmückenlarve</p>	selten, nur wenn nahrungsreiche Nebengewässer vorhanden, sehr geringe Siedlungsdichte

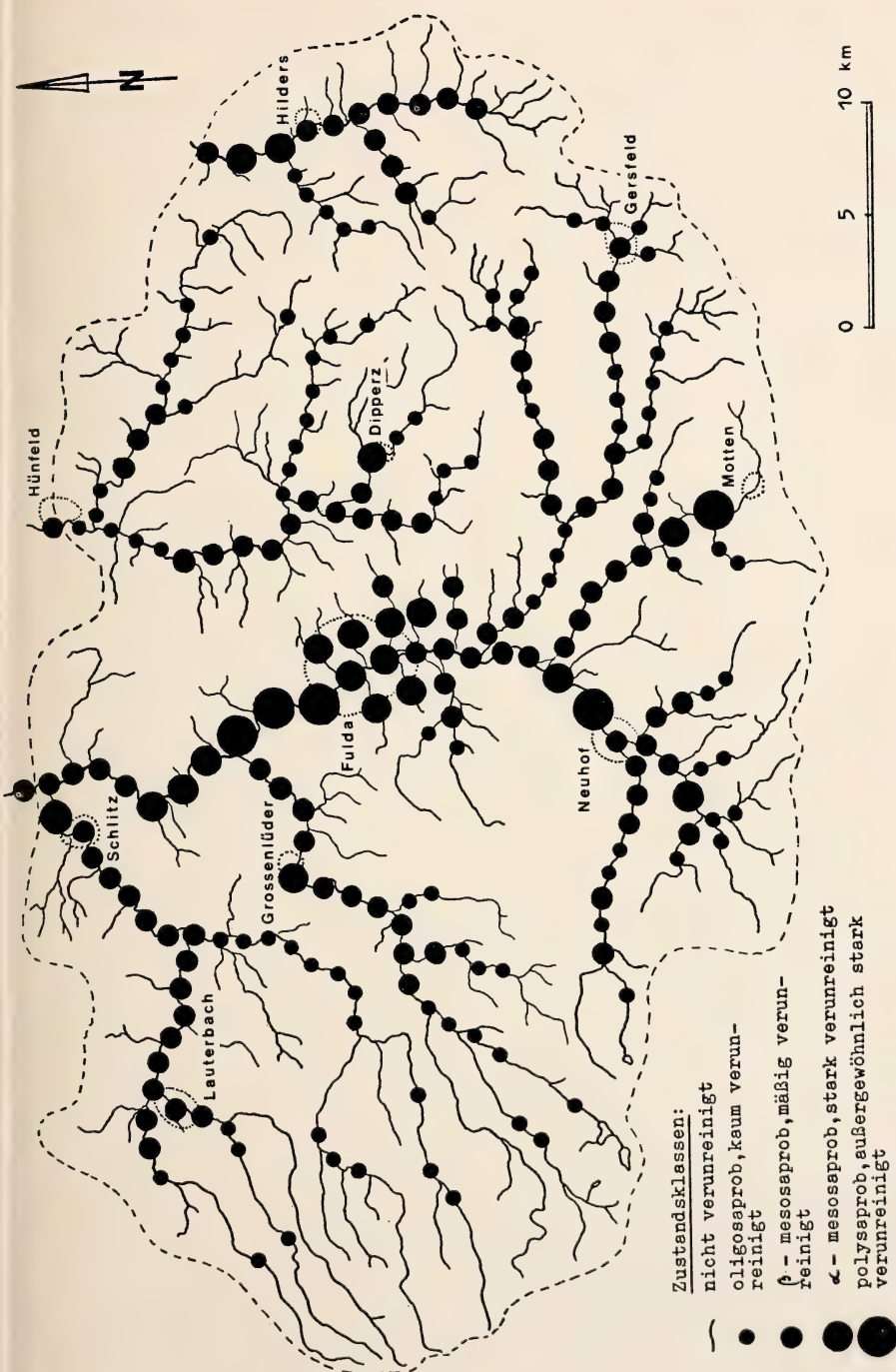


Abb. 5: Zustandsbild der Wasserverunreinigung in den Flußsystemen der Fulda und Ulster um 1960 (zum Teil nach dem Wasserwirtschaftlichen Rahmenplan Fulda 1964 und Angaben des Wasserwirtschaftsamtes Kassel). Orte mit einem besonders starken Abwasseranfall sind mit Namen bezeichnet und durch eine punktierte Linie umgrenzt.

Döllbach und Fulda habe ich speziell im Hinblick auf die Wirkung der Abwässer auf den *Cinclus*-Bestand untersucht.

Zur Zeit der Untersuchung wurde der Döllbach durch eine im Quellgebiet gelegene Brauerei fortlaufend mit ungeklärten fäulnisfähigen organischen Abwässern erheblich verunreinigt. Der Zustand des Oberlaufs bis zur Einmündung des von Altenhof kommenden Baches war polysaprob, kenntlich vor allem an der starken Verbreitung der Abwasserpilze und des Massenvorkommens der Tubificiden. Erst im Unterlauf oberhalb von Kerzell hatte der Fluß durch die Selbstreinigung fast den oligosaproben Zustand wieder erreicht. Dies zeigte die reich entwickelte Biozönose, insbesondere ein Restbestand der Flußperlmuschel (*Margaritifera margaritifera*) und des Flußkrebsses (*Astacus fluviatilis*), an (Jost 1971 b). Trotz der erheblichen Verunreinigung des Wassers hielten sich (unterstützt durch Nistkästen) die Wasseramseln im Döllbach. Regelmäßig brüteten 3 Paare zweimal jährlich, ein weiteres Paar gelegentlich. Das oberste Paar nistete im Bereich des Übergangs des polysaproben zum mesosaproben Abschnitt. Nahrungstiere holten diese Vögel aus den einmündenden nahrungsreichen sauberen Wiesengraben und Bächen oder weiter unterhalb in lotischen Strecken.

Die beiden anderen Paare hatten im mesosaproben Mittellauf des Döllbachs ihre Reviere und fanden vor allem an den Stellen mit flachem und stark strömendem Wasser ausreichend Nahrung. Durch die Strömung wurde das Wasser mit Sauerstoff angereichert und viele Insektenlarven (Trichopteren, Ephemeropteren, Dipteren) befanden sich auf den Steinen des durch Faulschlamm verunreinigten Benthals.

Auch andere Benthosanalysen (siehe Kapitel Ernährungsökologie), die ich oberhalb und unterhalb von menschlichen Siedlungen im Untersuchungsgebiet vorgenommen hatte, ergaben, daß durch Einleitung organischer Abwässer der Bestand an Benthostieren vermehrt werden kann. Dies entspricht den Angaben von M. L. Albrecht (1959), die in der Leine unterhalb Heiligenstadt nach Individuenzahl und Artenzahl deutlich höhere Werte erhielt als oberhalb der Stadt im sauberen Wasser. Wie bei meinen Untersuchungen wurden auch hier *Asellus aquaticus*, *Herpobdella octoculata*, *Gammarus* spec. u. a. in mesosaproben Gewässerstrecken oft häufiger gefunden als in nicht verunreinigten .

Daß organische Verunreinigung der Gewässer (z. B. durch häusliche Abwässer) zu einer Eutrophierung und dadurch zur Vermehrung der Nahrungstiere führen kann, konnte ich im Winter feststellen. Wasseramseln waren manchmal an solchen Stellen nahrungssuchend zu beobachten, wo Abwässer von Gehöften, Siedlungen und Betrieben in die Gewässer einmündeten, weil manche Nahrungstiere in Menge vorkamen und das warme Schmutzwasser offene Wasserstellen im Eis freihielt (ähnliche Beobachtungen machten Creutz 1966, Czerlinsky 1964, Heimann 1948).

Es ist nicht zutreffend, daß ein hoher Reinheitsgrad des Fließgewässers mit hoher Produktivität gleichzusetzen sei, beziehungsweise, daß verunreinigtes Wasser grundsätzlich nahrungsarm oder ohne Nahrung für die Wasseramsel wäre. Sehr saubere Gewässer können vielmehr, jedenfalls wenn in ihnen Kalkmangel herrscht, nicht von vornherein als ertragreich bezeichnet werden. Andererseits zeigen nach limnologischen Befunden verunreinigte Fließgewässer manchmal ungewöhnlich hohe Erträge an Benthostieren (Jens 1969).

Der Fuldafluß war beim Eintritt in das Stadtgebiet von Fulda bei Kohlhaus mesosaprob. Ähnlich wie im mittleren und unteren Döllbach befand sich in den lotischen Bezirken im Benthos eine reiche Fauna (Larven von *Rhyacophila* spec., Ephemeropterenlarven, *Ancylus fluviatilis*, *Gammarus* spec.). Das ständig in einer Mauer eines Seitenkanals in einem Fabrikgelände nistende Wasseramselpaar sammelte entweder an den beschriebenen Flachwasserstellen im Fuldafluß oder in dem oligosaprob, hier einmündenden Gieselbach seine Nahrung. Weiter abwärts kamen keine Wasseramseln mehr vor. Im eigentlichen Stadtgebiet hatten sie wegen der Uferregulierungen und dem Ausbau der Brücken keine Brutmöglichkeit mehr. Giftige und ölhaltige Industrieabwässer und Schmutzwasser der Haushalte wurden in den Fluß geleitet. Der gewerbliche Abwasseranfall der Stadt Fulda betrug 1959 über 5 Millionen m³/Jahr. Das Wasser der Fulda am Stadtausgang bei Horas hatte trübgraue Färbung und führte am Grunde eine dicke bakterienreiche Faulschlammsschicht. Durch Selbstreinigung entstand bald Sauerstoffschwund im Wasser, der die Biozönose zum Absterben brachte. Im Benthos fand ich nur noch Chironomidenlarven, *Herpobdella octoculata* und *Asellus aquaticus*, die entsprechend der zunehmenden Sauerstoffzehrung an Individuenzahl bald erheblich abnahmen. Die Wasseramseln hatten offenbar diesen Gewässerabschnitt aus Nahrungsmangel verlassen, zumal auch die einmündenden Nebengewässer polysaprob waren. Die beiden ehemaligen Reviere in Horas (das alte Nest fand ich noch im Durchfluß unter der Mühle) und bei Gläserzell waren schon vor einigen Jahren aufgegeben worden.

Untersuchungen über die Toxizität der Bestandteile des Abwassers zeigen, daß die Nährtiere der Fische, die zum größten Teil auch Nahrungstiere von *Cinclus* sind, für die Konzentrationen dieser Abwasserstoffe unterschiedliche kritische Schwellenwerte besitzen (Denzler 1959). So kann *Epeorus assimilis* bei einer Verunreinigung durch Ammoniak bei 35 mg/l, *Gammarus pulex* bei 45 mg/l und *Tubifex tubifex* bei 90 mg/l gerade noch existieren. Für Benzin im Abwasser liegen die Werte für diese Tiere in derselben Reihenfolge bei 80, 70 und 120 mg/L. Ammoniak kommt mit häuslichen, ländlichen und industriellen Abwässern, Benzin durch Tankstellen, Kraftfahrzeugparks und die Autowäsche in die Vorfluter. Erhöht sich der Wert über den Schwellenwert, so sterben die Nährtiere oder wandern ab. Fische und Wasseramseln finden dann keine Nahrung mehr. Ob *Cinclus* die noch in stark verunreinigten Gewässern vorkommenden Tubificiden aufnimmt, konnte ich nicht nachweisen. Bei Fütterungsversuchen im Käfig haben sie diese Tiere verzehrt.

Für die Beurteilung des Abwassereinflusses ist es wichtig, neben der Art und Menge der Abwässer auch die Strömung zu beachten. So war 1959 der gewerbliche Abwasseranfall von Gersfeld (Abb. 5), im Oberlauf der Fulda, um etwa eine halbe Million m³/Jahr höher als der von Neuhoof an der Fliede.

Da die Fulda bei Gersfeld aber eine starke Strömung hatte (Epirhithral!), trat kein Sauerstoffmangel auf, und die Besiedlung des Benthos war reich. Direkt unterhalb von Gersfeld fand ich Brutreviere der Wasseramseln. Dagegen war die Fliede unterhalb Neuhoof ein langsam strömender, tiefer und breiter Fluß (Epipotamal). Trotz einer günstig gelegenen alten Mühle, geeigneter Nistgelegenheit und einem Wehr hatten sich hier keine Wasseramseln angesiedelt.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß *Cinclus* keine *Reinwassertierart im strengen Sinne* ist, weil sie nicht nur das saubere Epirhithral, sondern auch die folgenden oligo- und mesosaprobe Gewässerstrecken ständig besiedelt. In diesen Revieren holen sich die Vögel an den sauerstoffreicheren lotischen Bezirken oder in den einmündenden sauberen Nebengewässern ihre Nahrung. Außergewöhnlich stark verunreinigte Gewässer (polysaprober Zustand) verlassen die Vögel gewöhnlich, in der Regel aber nur dann, wenn auch die Nebengewässer zu stark belastet sind, daß sie dort keine Nahrung finden. Schon Kollibay (1906) bezweifelte, daß die Wasserverunreinigung im allgemeinen von so großer und ausschlaggebender Bedeutung für den Rückgang des Wasseramselbestandes ist. Über Nahrungssuche der Wasseramsel in stark verschmutzten Fließgewässern berichtete Rudolph (1959). Nistplatztreue trotz stark verunreinigtem Wasser stellten Sievers (1925) und Süß (1972) bei je einem Paar fest. Nach Angaben von Skiba (1967) hat sich *Cinclus* im Westharz im Bereich des Schmutzwassers einer Papierfabrik als verhältnismäßig unempfindlich gezeigt. Auch diese Feststellungen widerlegen die These von der Stenökie der Wasseramsel in bezug auf besonders hohen Reinheitsgrad des Wassers. Schließlich kommen auch Wasseramseln in vielen Städten vor, wo sie sicher kein völlig sauberes Wasser vorfinden. Auch meidet die Art keinesfalls Fabriken, wenn ihr, wie an einzelnen Stellen im Untersuchungsgebiet, geschützte Brutplätze an fließendem Wasser und nicht zu entfernt liegende relativ nahrungsreiche Gewässerabschnitte oder Nebengewässer zur Verfügung stehen.

Die Standorttreue einzelner Paare trotz außergewöhnlich starker Wasserverunreinigung zeigt an, daß die enge Bindung der Art an Fließgewässer nicht allein auf der Anpassung an die spezifischen Beutetiere des Gewässers beruhen kann. Vielmehr nutzt *Cinclus* auch den Schutz, den die starke Strömung besonders an Wasserfällen bietet, zur Anlage der Nistplätze, Schlafstellen und als Zufluchtsort bei Verfolgung durch Feinde. So halte ich es in seltenen Fällen für möglich, daß Wasseramseln polysaprobe Gewässer besiedeln können, obwohl alle Nahrungstiere vernichtet worden sind. Die Vögel behalten nämlich die sicheren Nistplätze und Schlafstellen an dem schmutzigen, aber noch strömenden Wasser bei, müssen aber zur Nahrungssuche Nebengewässer oder eventuell auch entferntere Gewässer aufsuchen.

In die Gewässer gelangen nicht nur abbaufähige organische Verunreinigungen, sondern auch anorganische Stoffe, Gifte und giftige Rückstände, die nicht mehr biologisch abgebaut werden. Diese werden von niederen Organismen aufgenommen und durch die Nahrungsketten innerhalb der Rheobiozönosen angereichert. Ob *Cinclus* als Konsument höherer Stufe durch Bioakkumulation von Giftstoffen Schädigungen erleidet, ist im Hinblick auf die zunehmenden Gewässerverunreinigungen wahrscheinlich, konnte aber noch nicht nachgewiesen werden (Süß 1972). Im Untersuchungs-

gebiet fand ich in mehreren Nestern verlassene Gelege und tote Nestlinge, ohne die eigentliche Ursache dieser Verluste angeben zu können.

(3) Verschiedene weitere Faktoren

Außer durch die genannten Faktoren wirkt der Mensch, zuweilen nur in örtlich begrenzten Gebieten, noch durch die folgenden direkt auf den Wasseramselbestand ein: Beunruhigung der Vögel (insbesondere an Niststellen) durch Spaziergänger oder rastende und badende Menschen (zunehmender Urlauber- und Wochenendverkehr, Campingplätze); Entfernung der Nestlinge oder Nester mit Gelegen sowie Abschluß der Vögel wegen der Annahme der Schädlichkeit der Wasseramsel durch Fischfang; forstwirtschaftliche Arbeiten in Brutrevieren (letzter Faktor nach Süß 1972).

b) Ufer, Ufergehölze und Belichtungsverhältnisse

Ein wesentlicher Umweltfaktor der Wasseramsel ist die Ausbildung der Ufer. Hier halten sich die Vögel meistens auf, lauern auf Beute, suchen Schutz vor Feinden, bauen ihre Nester und nächtigen. Flache Uferbezirke werden deutlich weniger aufgesucht als steile Felswände oder abfallende Sandsteinufer, wenn diese unterspülte Hänge, Höhlen, Gesteinsnischen und Wurzelwerk der Gehölze aufweisen. Der natürliche Ausbau der Wasserläufe, insbesondere die Begradigung, Einebnung und Betonierung der Ufer führen, wenn diese Maßnahmen in langen Gewässerstrecken durchgeführt werden, ebenso wie das Abschlagen der Ufergehölze zur Abwanderung der Wasseramseln.

Die wichtigsten Baumarten der die Fließgewässer im Untersuchungsgebiet begleitenden Baum- und Gebüschstreifen sind Schwarzerle (*Alnus glutinosa*) und Esche (*Fraxinus excelsior*). Auch Weiden, Bergahorn und die von Menschen gepflanzten Pappeln fand ich regelmäßig. Warum sucht *Cinclus* vorwiegend die schattigen Stellen an den Gewässern auf, vor allem Geröllbänke und steinige Ufer unter diesen Gehölzen? Naumann (1823) nimmt an, daß *Cinclus* deshalb gerne „an solchen Bächen ist, welche mit Bäumen besetzt sind, weil von diesen viel Insekten ins Wasser fallen“. Die Vögel halten sich aber auch im Winter bevorzugt an schattigen Ufern und dicht stehenden Gehölzen auf. Nach meinen Feststellungen erbeuten sie gern die von den Bäumen ins Wasser gefallenen Insekten (auch biotopfremde Arten), und sie fangen die an den Baumkronen über dem Wasser flatternden Imagines aus der Luft. Die Vorliebe der Wasseramseln für schattige Stellen könnte auch vielleicht dadurch bedingt sein, daß sich hier die lichtscheuen Benthosorganismen mehr auf den Oberseiten der Steine des Gewässerbodens aufhalten und so leichter als an besonnten Stellen erbeutet werden können. Limnologische Untersuchungen ergaben allerdings, daß die im beschatteten Fließgewässer lagernden Steine, vermutlich wegen des schlechteren Algenwachstums, nur etwa halb so dicht mit Benthostieren besiedelt waren als die der Sonne ausgesetzten Steine. Auch die durch steile

Felsen ständig im Schatten liegenden Strecken eines anderen Gewässers waren wesentlich nahrungsärmer als die im Wiesengelände gelegenen belichteten Gewässerabschnitte (Albrecht 1959). Daraus kann man schließen, daß die geringere Besiedlungsdichte der Wasseramsel an Bächen innerhalb geschlossener Wälder trotz sonst optimaler Umweltbedingungen auf die Nahrungsarmut dieser Biotope zurückzuführen ist. Diese Feststellungen begründen, daß der für die Wasseramseln charakteristische Aufenthalt an schattigen gehölzreichen Fließgewässern nicht in erster Linie durch den Nahrungsfaktor bedingt sein kann. Vielmehr scheint dieses Verhalten der Sicherheit vor Feinden (Greifvögel, Menschen u. a.) zu dienen, weil sich die Vögel an diesen Stellen eher verbergen und aus dem Schatten heraus den gesamten Lebensraum besser und mit größerer Sicherheit überschauen können. Das rasche Durchfliegen stark erhellter und beschatteter Gewässerstrecken, insbesondere aber aus dem Flug aus der Helligkeit in dunkle Tunnel, Höhlen und Wasserfälle oder umgekehrt (zum Beispiel beim Füttern der Nestlinge), lassen auf ein hoch entwickeltes Adaptationsvermögen an plötzlichen Hell-Dunkel-Wechsel schließen.

c) Wassertiefe, Einfluß des Lichtes und Gewässerbreite

Warum suchen die Wasseramseln am häufigsten im flachen strömenden Wasser der Schnellen nach Nahrung? Im allgemeinen gilt, daß in Fließgewässern mit Steinsubstrat die Stellen mit schwacher Strömung und höherem Wasserstand („pools“) nahrungsärmer sind als diejenigen mit schneller Strömung und niedrigem Wasserstand („riffles“).

Die „riffles“ sind nach Gewichtsmessungen durch Needham und Pate (nach Albrecht 1959) 3,6- bis 5mal so nahrungsreich wie die „pools“ und können als die „Speisekammern der Bäche“ bezeichnet werden. Spezielle Untersuchungen an einer 30 m langen und 9 m breiten Schnelle führten zu dem Ergebnis, daß die günstigsten Produktionsverhältnisse bei 0,26 bis 0,31 m Tiefe und einer Strömung von 0,8 bis 0,95 m/sec. bestanden.

Die Produktivität an Nährtieren ist im tiefen Wasser viel geringer als an flachen Stellen und nimmt mit zunehmender Tiefe und nachlassender Strömung weiter ab. Diese Untersuchungen erklären das bevorzugte Aufsuchen solcher Flachwasserstrecken durch die Wasseramseln. *Cinclus* sucht also zu seiner Ernährung die nahrungsreichsten Gewässerabschnitte auf. Es ist seine ökologische Nische, im Ökosystem des Fließgewässers speziell das reich entwickelte Benthos der Schnellen zu bejagen. Tiefe, langsam fließende Gewässer werden deutlich weniger aufgesucht. Hier jagen die Vögel in den flachen Uferbereichen oder tauchen vom Ufer aus ins tiefere, aber klare Wasser.

Neben anderen Faktoren wird vermutlich auch die stärkere Bestrahlung des Benthals in den lotischen Bezirken einen wesentlichen Einfluß auf die

höhere Produktivität des Benthos haben (stärkeres Algenwachstum, die Nahrung vieler Insektenlarven). Viele Fließwasserinsekten haben einen lichtabhängigen diurnalen Aktivitätsrhythmus. Sie halten sich tagsüber an beschatteten Stellen im Hypo- und Interlithal auf und wechseln nachts zum Epilithal über. Deshalb müssen die Wasseramseln in die Schlupfwinkel ihrer Beutetiere vordringen, Steine anheben, umwälzen und wegschleudern, um an die Nahrungsorganismen zu gelangen. Für *Cinclus* haben die stark strömenden Flachwasserstrecken als wichtigste Nahrungsbezirke die Vorteile hoher Besiedlungsdichte ihrer Beutetiere, leichter Erreichbarkeit dieser Tiere infolge der geringen Wassertiefe und der besten Lichtverhältnisse im ganzen Fließgewässer. Einzelheiten des Benthals, Schlupfwinkel ebenso wie fliehende kleine Beutetiere, können die Vögel genau erkennen. Da die Wasseramseln aber auch an manchen beschatteten Schnellen jagen, genügen dazu auch geringere Helligkeitswerte.

Wegen der geringen Wassertiefe ist der Einfluß leichter Wassertrübung im seichten Wasser meist unbedeutend, im tieferen dagegen infolge vermindertem Lichteinfall von großem Einfluß auf die Produktivität. Suspendierter Schlamm oder Schmutzstoffe werden in manchen Gewässern zeitweilig oder regelmäßig mitgeführt und erschweren die Durchsichtigkeit für die nahrungssuchenden Wasseramseln. Sie meiden dementsprechend diese Flüsse zuweilen oder ständig. Ebenso beobachtete Hauri (1954) im Unterschied zu den klaren Fließgewässern der Umgegend an einem Bach eines Sumpfgebietes nur selten Wasseramseln, weil dessen trübes Wasser die Nahrungssuche behinderte. Nach Jögi (1963) zeigen die in Estland überwinternden Wasseramseln eine Vorliebe für strömende Gewässerstrecken (besonders nahe bei Mühlteichen) mit einer Tiefe von 15—20 cm. Der Wegzug Ende April—Anfang Mai steht offenbar in Beziehung zum Aufgehen des Eises und der Zunahme der Wassertiefe. Dabei ist auch die Durchsichtigkeit des Wassers von besonderem Einfluß.

Schwankungen des Wasserstandes erfolgten in den kontrollierten Fließgewässern regelmäßig und hatten großen Einfluß auf die gesamte Rheobiozönose.

Wasserstandssenkungen wirkten sich zunächst nur auf die Uferbereiche negativ aus. Fiel das Wasser so weit, daß nur noch die Gewässermitte ein schmales Rinnsal führte, so kam es zu einer erheblichen Schädigung der Fauna. Für die Wasseramseln waren diese extremen Bedingungen allerdings außergewöhnlich günstige Voraussetzungen für den Nahrungserwerb, weil der Nahrungsraum wesentlich erweitert war und die rheophilen und stenothermen Beutetiere nun durch die Verringerung der Strömung und Erwärmung des Wassers bedingt aus ihren Verstecken kamen und sich in der Mitte des Gewässerbettes sammelten. So konnte ich im Sommer 1964 nach einer langen Trockenperiode im weitgehend trockenen Bachbett der Ulster große Mengen von leeren Trichopterenköchern auf den

Basaltblöcken finden. Die Wasseramseln hatten es bei dem geringen Wasserstand sehr leicht gehabt, die aus den vom Wasser nicht mehr überfluteten Verstecken unter den Steinen herauskriechenden Larven zu erbeuten.

Im Gegensatz zum Niedrigwasser war das Hochwasser für die Ernährung der Wasseramsel ungünstig. Die starke Strömung erschwert den Nahrungserwerb und kann ihn wegen der Fließkraft und Trübung des Wassers unmöglich machen. Viele Vögel weichen dann in Nebengewässer aus, wie ich es regelmäßig in den Revieren der Wasseramseln des Hyporhithrals beobachten konnte. Die Rheobiozönosen erlitten schwere Verluste durch starkes Hochwasser. Insektenlarven wurden durch die Strömung vom Boden hochgewirbelt, flußabwärts verfrachtet und zwischen Steinen zermalmt. Deshalb können nahrungsreiche Strecken nach einem Hochwasser ausgesprochen arm an Nährtieren sein. Die Beobachtung, daß Wasseramseln nach Tagen mit Hochwasser in anderen Bereichen ihres Reviers Beute suchten, findet damit eine Erklärung. Je nach der Stärke des Hochwassers und der Lage der vom Hochwasser verschonten Gewässerabschnitte oder Nebengewässer, von denen die Wiederbesiedlung mit Benthostieren ausgeht, kann es Wochen und Monate dauern bis wieder die ursprünglichen Biozönosen bestehen.

Nach limnologischen Untersuchungen sind breite Gewässer meistens wesentlich nahrungsärmer als schmale. Bäche unter 2 m Breite sind am nahrungsreichsten (Albrecht 1959). Deshalb suchen die Wasseramseln häufig schmale Bäche und Gräben auf, selbst wenn sie an breiten Flüssen ihren Nistplatz haben. In schmalen Bächen findet man die Vögel oft in der Bachmitte, in breiteren Fließgewässern mehr im ufernahen Bereich bei der Nahrungssuche. Dies entspricht den durch Limnologen ermittelten Zonen höchster Nährtierproduktion. In langsam fließenden Gewässern erwies sich dieser Unterschied allerdings als unbedeutend.

Das Flußsystem der Fliede unterscheidet sich durch Gestalt und Größe des Niederschlagsgebietes von den anderen Gewässern im Untersuchungsgebiet. Warum fand ich hier nur wenige Brutreviere (Abb. 2)? Die weite Beckenlandschaft bedingt die reiche Aufgliederung des Gewässernetzes in viele kleine Bäche. Dieser günstige Umstand und die früher zahlreichen Wassermühlen mit Mühlgräben und Ufergehölzen weisen auf einen ehemals großen Wasseramselbestand hin. Der Umbau der Mühlen, der Uferausbau und das Abholzen der Ufergehölze durch die hier verstreut wohnenden Menschen hat dazu geführt, daß der Wasseramselbestand in den letzten Jahrzehnten erheblich abgenommen hat. Die Wasseramseln reagieren auf ungünstige anthropogene Veränderungen ihrer Brutreviere an schmalen Bächen, die der Mensch leichter kultivieren kann, viel empfindlicher durch Abwanderung als an breiten Flußläufen.

Die Breite der Fließgewässer ist für die Ansiedlung der Wasseramseln von untergeordneter Bedeutung. Diese Vögel bewohnen Gewässer verschiedener Breite, wenn nur eine ausreichende Fließgeschwindigkeit besteht. Das Brutrevier mit der geringsten Gewässerbreite fand ich im obersten Feldbach (nahe der Fuldaquelle) in einem gehölzfreien Bachabschnitt. Das

Nest befand sich direkt oberhalb eines kleinen Kolkes, dort wo der schmale Bach aus einem rinnenförmigen Abschnitt mit 0,3—0,5 m Breite in einem kleinen Wasserfall herabstürzte. Es saß am Rande des steilen Ufers und war von Gräsern der Bergwiese überwachsen. — Auch an breiten lotischen Strecken von größeren Gewässern oder Seeausflüssen nisten Wasserramseln unmittelbar an deren Ufer oder an günstigen Stellen im Gewässer (an Felsen, hinter Wasserfällen u. a.). Den Nistplatz mit der größten Gewässerbreite im Untersuchungsgebiet entdeckte ich hinter einem Wasserfall mitten in einem etwa 20 m breiten Wehr (Mittellauf der Lüder).

d) Wasserchemismus, Wasserpflanzen und Substrat

Der Nährsalzgehalt des Wassers ist in Fließgewässern weitgehend von den geologischen Verhältnissen des Untergrundes abhängig. Da das Untersuchungsgebiet kein größeres Vorkommen von Kalkstein hat, konnte ich keine speziellen Untersuchungen über den unterschiedlichen Einfluß des Kalk- und Buntsandsteins ausführen. Robson (1956) stellte in North Westmoreland eine Bevorzugung der Sandsteingewässer vor denen des Kalksteins fest. Siedlungsdichte und Nesterzahlen der Wasserramsel waren im Sandstein deutlich größer. Er vermutete, daß die Gewässer im Sandsteingebiet mehr Trichopteren- und Plecopterenlarven enthielten. Dies entspricht aber nicht den limnologischen Befunden. Nach Albrecht (1959) sind allgemein kalkhaltige Gewässer nahrungsreicher als kalkarme. Das harte Wasser erhöht den Nahrungsvorrat an pflanzlicher Substanz für die niedere Tierwelt (reicheres Algenwachstum). Dementsprechend sind Gebirgsbäche, die von Hochmooren kommen oder Eurptivgesteine durchfließen, weniger dicht mit Nährtieren besiedelt als diejenigen, die durch Kalkstein laufen. Salzarm sind die Bäche auf dem basaltenen Ostplateau des Vogelberges und die Bäche der Hochrhön, z. B. Fuldaquellbach oberhalb Obernhäusen, der vom Roten Moor kommende Feldbach und das zur Brend fließende Moorwasser (HCO_3^- -Gehalt = < 1 mval/l, Ca^{++} - und Mg^{++} -Gesamthärte = $< 1,25$ mval/l, nach Schmitz 1956). Die geringere Besiedlungsdichte der Wasserramseln in diesen Bächen war wahrscheinlich neben anderen schon erwähnten Faktoren auch auf Nahrungsarmut durch geringeren Nährsalzgehalt des Wassers zurückzuführen. Entsprechend wird die Nährtierproduktion der salzreicheren im Buntsandstein gelegenen Gewässer zu einem Teil die hier höhere Siedlungsdichte der Wasserramsel bedingt haben. Die aus dem Basalt herabfließenden Rhönbäche erhalten nämlich beim Durchfließen des Muschelkalksockels einen höheren Kalkgehalt (HCO_3^- -Gehalt = 1—3 mval/l, Ca^{++} - und Mg^{++} -Gesamthärte = 1,25—3,75 mval/l).

Den höchsten aus dem Gestein aufgenommenen Salzgehalt des Untersuchungsgebietes besaß der Aschenbach (HCO_3^- -Gehalt = 5—7,5 mval/l, Ca^{++} - und Mg^{++} -Gesamthärte = 3,75—5,00 mval/l). Dieses aus dem nördlich der Nüst gelegenen Muschelkalkgebiet kommende Gewässer war Brutgebiet von *Cinclus* und wegen dem reichen Vorkommen von Gammariden regelmäßiges Überwinterungsgewässer

mehrerer Wasseramseln. Die hohe Besiedlungsdichte von *Gammarus spec.* schien durch den höheren Kalkgehalt und Bestand von Wasserpflanzen verursacht gewesen zu sein.

Cinclus suchte in der Regel strömungsreiche Fließgewässer auf, die nur einen geringen Bewuchs an Wasserpflanzen aufwiesen. Im Benthos der Schnellen können sich auch infolge der Strömung außer Moosen und Algen keine Pflanzen halten. Im Wasser unterhalb der lotischen Bezirke und am Ufer haben sich dagegen Hydrophyten stellenweise üppig entwickelt. Sie waren insofern für die Wasseramseln von Bedeutung, weil viele Nahrungstiere durch die Wurzeln, Stengel und Blätter Schutz und Nahrung fanden und die hier höhere Sauerstoffkonzentration des Wasser nutzten. Die sauerstoffbedürftigen Gammariden und andere Nahrungstiere der Wasseramsel hielten sich regelmäßig (und in größerer Anzahl als unter Steinen) sowohl in Beständen von amphibischen Pflanzenarten (die meist nur zu einem Teil im Wasser stehen) als auch in den Büscheln der submersen Arten auf. Ich beobachtete Wasseramseln, wie sie Nahrungstiere durch heftiges Eindringen mit Schnabel und Kopf in solche Wasserpflanzenbestände erbeuteten. Schwimmend erreichten die Vögel die auf der Wasseroberfläche befindlichen Schwimmblattpflanzen und erhaschten kleinste Organismen von den Blättern und der Wasserfläche. A. E. Brehm (1869) stellte fest, daß Wasseramseln schwimmend Halme, Blätter und Ranken umwenden können, um die darunter befindlichen Tierchen zu erlangen. Die von *Cinclus* aufgesuchten Wiesengraben und Rinnsale waren, weil sie einen dichten Bewuchs an Wasserpflanzen besaßen, außerordentlich nahrungsreich.

Die Bestände folgender Wasserpflanzen bildeten im Untersuchungsgebiet aus den genannten Gründen besonders günstige Nahrungsbedingungen und wurden oftmals von *Cinclus* aufgesucht:

Quellmoos, *Fontinalis antipyretica*

Flutender Hahnenfuß, *Ranunculus fluitans*

Wasserpest, *Elodea canadensis*

Wasserstern, *Callitriche spec.*

Brunnenkresse, *Rorippa nasturtium-aquaticum*

Bachbungen-Ehrenpreis, *Veronica beccabunga*

Die eigenen Feststellungen stimmen mit den Ergebnissen der limnologischen Untersuchungen überein, daß pflanzenreiche Stellen meist um ein Vielfaches reicher besiedelt sind und höhere Nährtiergewichte ausweisen als pflanzenfreie Gewässerbezirke.

Von besonderer Bedeutung ist der Einfluß des Substrates auf die Produktivität eines Gewässers. Dittmar (1955, nach Albrecht 1959) gibt an, daß die Forellenbäche des Sauerlandes, die durch harte Gesteine fließen, am dichtesten mit Benthostieren besiedelt sind, weil der Gewässerboden mit Grob- bis Mittelschotter bedeckt ist. Dieser liegt relativ fest und läßt einen dichten Moosbewuchs aufkommen. Schon Chr. L. Brehm (1822) führte

die unterschiedliche *Cinclus*-Besiedlung der zwei Quellbäche der Roda zum Teil auf die verschiedenen Substratverhältnisse zurück (Lehmboden: kein Wasseramselvorkommen; Boden mit Steinen: reiches Vorkommen).

Aus den Untersuchungsergebnissen der Limnologie geht hervor, daß die Produktivität verschiedener Substrate im allgemeinen in der Reihenfolge: Schlamm — lose Steine — Fels — Kies — Sand abnimmt. Schlamm mieden aber die Wasseramseln. Die Nahrungssuche des sich im Schlamm (Pelal) bewegenden Vogels würde auch bald durch die eintretende Wassertrübung unmöglich gemacht. Loser Schotterbelag aus mittelgroßen Steinen (optimal 15—20 cm Durchmesser) bietet die günstigsten Oberflächenverhältnisse für die Besiedlung der Fauna und damit die Jagd nach diesen Tieren durch die Wasseramsel. Spalträume zwischen den Steinen fördern die Ansiedlung (Interlithal). Steine mit Bewuchs weisen eine viel größere Besiedlung an Benthostieren auf als glatte Steine. Sand (Psammal) ist der nahrungsärmste Choriototyp des Gewässerbodens. Wasseramseln hielten sich in reinen Sandbezirken auch wenig auf.

Ein wesentlicher Grund für die geringere Besiedlung der Vogelsbergbäche im Gegensatz zu den Rhönbächen war das unterschiedliche Quersprofil. Die Bäche flossen in der Gefällsstrecke des östlichen Vogelsberges ohne steile Ufer. Das Bachbett lag relativ hoch und war mit großen Basaltblöcken belegt. Von Natur aus bestand für die Vögel ein Mangel an geeigneten Nistplätzen. Notgedrungen errichteten sie ihre umfangreichen Nester auf großen Steinblöcken mitten im strömenden Bach (Jost 1967). Dagegen haben sich die Rhönbäche in den Buntsandstein tief eingegraben. Im Gewässerbett lagen viele mittelgroße und kleine Gerölle. Die oft steilwandigen Ufer boten meist günstige Brutgelegenheiten für *Cinclus*.

e) Die umfassende Wirkung der Strömung

(1) Gefälle, Fließgeschwindigkeit und Abflußmenge

Vergleicht man die Zahl der Brutreviere (ständig und nicht ständig besetzte) der Vogelsberggewässer Schlitz und Lüder mit dem Fuldaoberlauf bis zur Fliedemündung, so erhält man in beiden Bereichen des Untersuchungsgebietes fast gleiche Anzahlen (38 : 36), obwohl die beiden Vogelsbergflüsse zusammen eine untersuchte Gewässerslänge (UGL) von 155 km aufweisen gegenüber dem genannten Fuldaabschnitt mit nur 75 km UGL (Tab. 3). Zur Erklärung dieses Unterschiedes wurden schon verschiedene Ursachen angeführt. Neben anthropogenen Einflüssen (günstige Nistgelegenheiten an Bauwerken und in Nistkästen an der Fulda), Substrat und Salzgehalt ist das Längsprofil des Wohngewässers ein wesentlicher Umweltfaktor. Die gleichmäßig gute Besiedlung der Fulda ist vor allem auf ihr ausgewogenes, das heißt allmählich abnehmendes Gefälle zurückzuführen. Die kurzen Nebenbäche führen ihr Wasser schnell dem Hauptfluß zu. Dadurch ist die Wasserführung der Fulda bis in den Sommer hinein günstig.

Wie die Tabelle 5 zeigt, konnten in jeweils 5 km langen Strecken etwa gleichviele Brutreviere von dem höchsten Gefälle bis ungefähr 3—4 ‰ festgestellt werden. In den Abschnitten mit einem durchschnittlichen Gefälle unter 2—3 ‰ befand sich kein Wasseramselrevier mehr. Früher bestanden flußabwärts noch weitere Brutreviere an natürlichen Schnellenstrecken und Wehren (mit örtlich schnellerer Strömung). Diese Reviere wurden infolge anthropogener Maßnahmen aufgegeben.

km von der Quelle	Gefälle in ‰	Höhe in NN + m	Gewässerstrecke	Breite durchschnittlich in m	Tiefe in m	Anzahl der Brutreviere
0—1	127,6	870—700	Quelle — Obernhausen	0,2—3	0,05—0,5	4
1—2	69,7	700—640	Obernhausen — unterh. Schlucht			
2—3	48,2	640—600	unterh. Schlucht — Sandberg			
3—4	45,0	600—530	Sandberg — oberh. Gersfeld			
4—5	38,4	530—480	oberh. Gersfeld — Gersfeld			
5—10	18,1	480—420	Gersfeld — oberh. Altenfeld	2—6	0,1—0,6	4
10—15	11,3	420—350	oberh. Altenfeld — Schmalnau			3
15—20	9,2	350—300	Schmalnau — Lüttermündung	3—7	0,1—0,8	4
20—25	6,4	300—280	Lüttermündung — unterh. Welkers			3
25—30	4,7	280—260	unterh. Welkers — Fliedemündung	4—15	0,2—1,5	4
30—35	3,7	260—250	Fliedemündung — Aueweier			2
35—40	2,3	250—245	Auweier — unterh. Horas	6—25	0,2—2,5	0
40—45	1,5	245—230	unterh. Horas — unterh. Kämmerzell			0

Tabelle 5: Physiographie des Fuldaflusses (ohne Nebengewässer) und Siedlungsdichte der Wasseramseln. Die Anzahl der Brutreviere umfaßt alle ständig und nicht ständig besetzten Reviere. Gefällewerte nach Schmitz (1957).

Der Talweg der Vogelbergbäche ist dagegen stufenförmig. Die Quellbäche fließen auf das flache Ostplateau, durchfließen die steilen Gefällsstrecken des Basaltrandes, sammeln sich und fließen in der Verebnung der Buntsandsteinfläche als tiefe und breite Gewässer der Fulda zu. Die Besiedlung der Wasseramseln konzentriert sich in der Gefällsstrecke, während das Ostplateau nur schwach besiedelt ist. Auf der Bestandskarte (Abb. 2) ist diese von Norden nach Süden am Basaltrand entlangziehende Verdichtungszone der Brutreviere deutlich zu erkennen. Auch das von Schuster (1953) beschriebene gehäufte Vorkommen in Eisenbach und Lauter gehört dazu.

Welche Strömungsbereiche suchen die Wasseramseln bevorzugt auf? Die Vögel können auch im langsam fließenden Gewässer Nahrung suchen. Ich beobachtete sie hier im Uferbereich zwar regelmäßig aber nicht häufig. Im Untersuchungsgebiet hielten sich die Vögel zur Nahrungssuche häufig in Schnellenbezirken mit Strömungsgeschwindigkeiten von 0,3—0,6 m/sec auf. Sie tauchten aber auch in stärker strömendes und selbst in tosendes Wasser von 1 m/sec.

An flachen Stellen in den lotischen Bezirken standen die Wasseramseln frei in der Strömung oder wurden bis zum Gefieder von dem flutenden Wasser umgeben. Sie zeigten keine ängstliche Reaktion auf Wasserstand und Wasserbewegung, selbst dann nicht, als sie bei ihrer Nahrungssuche auf dem Gewässerboden in tiefere Stellen gerieten und vom Wasser überflutet wurden. Nur dann und wann schauten sie aus dem Wasser heraus.

Es wurde schon darauf hingewiesen, daß man bei einer Untersuchung in einem 9 m breiten Gewässer mit Steinsubstrat bei 0,26—0,31 m/Tiefe und einer Strömung von 0,8—0,95 m/sec die günstigsten Produktionsverhältnisse des Benthos feststellte. Dabei ist zu bedenken, daß hier die Strömung des freien Wassers gemessen wurde. Die Benthostiere befinden sich aber im Interlithal, Epilithal, Interphytal u. a., also in kleinen geschützten Bezirken des Gewässerbodens mit viel geringerer Strömung. Um diese Tiere zu erreichen, muß die Wasseramsel die starke Strömung des freien Wassers überwinden. Daß *Cinclus* gerne das extrem turbulente Wasser der Wasserfälle und Schluchten aufsucht, ist bekannt. Die Vögel stürzten sich mitten in das tosende Wasser. Durch äußerst geschickte Bewegungen schützten sie sich vor der Wucht der reißenden Strömung, nutzten diese sogar aus, um schnell und für kurze Zeit zum Benthos zu tauchen und Beutetiere zu holen.

Die Gewässerstrecken mit der größten Besiedlungsdichte im Untersuchungsgebiet besaßen eine Abflußmenge (MQ m³/sec, Wasserwirtschaftlicher Rahmenplan Fulda 1964) von 1—2,5 m³/sec. Dies entspricht den Feststellungen von Creutz (1966), der angibt, daß Bäche mit 0,7 bis 2,5 m³/sec die günstigsten Lebensbedingungen für Wasseramseln aufweisen. Süß (1972) fordert aufgrund von Messungen in einzelnen Brutrevieren im mittleren Erzgebirge, deren Mittelwassermenge unter 0,5 m³/sec lagen, den von Creutz angegebenen Bereich entsprechend zu erweitern.

(2) Die physikalischen Erscheinungen der Strömung und die Auswirkungen auf die Organismen

Drei Merkmale der Strömung sind für das gesamte aquatische Leben von grundsätzlicher Bedeutung (Ambühl 1959): Turbulenz, Grenzschichten und Totwasser.

Turbulenz: Die Unebenheiten des Gewässerbodens, Steinblöcke im Bach, Pflanzen und Wurzelwerk im Fluß rufen Wirbelbildungen hervor, die insgesamt die Turbulenz darstellen. Die bewegte Wassermasse wird vielfach durchmischt und homogenisiert. Der Stoffaustausch ist optimal. Die Auswirkungen der Turbulenz auf die Wassertiere zeigt sich in erster Linie im Ausmaß der organischen Produktion auf der Flächeneinheit. Je bewegter das Wasser ist, um so

dichter ist das Benthall besiedelt. Bringt man diese Organismen des Eurheal in stehendes Wasser, ersticken sie bald. Nach Ruttner (1952) beruhen die spezifischen Wirkungen des rasch strömenden Wassers nicht auf dessen höherem Sauerstoffgehalt. In stehendem Gewässer bilden sich dickere adhäsiv festhaftende Flüssigkeitsschichten um die Organismen. Die Schichten sind arm an lebenswichtigen Stoffen und hemmen den Austausch. In stark strömendem Wasser sind diese Grenzschichten durch die Turbulenz um den Körper der Organismen sehr dünn. Der Gas- und Stoffaustausch zwischen Körper und Grenzschicht und dieser und Wasser vollzieht sich leichter.

Grenzschichten: Auch auf überströmten glatten Felssteinen befindet sich eine dünne Wasserschicht, die infolge der inneren Reibung des Wassers in der unmittelbaren Nähe des ruhenden Substrates (Steines) eine verlangsamte Strömung besitzt. Die Dicke dieser Zone beträgt bis etwa 4 mm. Die Grenzschicht hilft in Verbindung mit arteilgen Anpassungsmerkmalen entscheidend mit, daß fließende Gewässer selbst im Bereich der stärksten Strömung von einer relativ reichhaltigen Biozönose besiedelt werden können. Verschiedene Anpassungsformen der Benthosorganismen an das fließende Wasser können jetzt besser erklärt werden: die dorsoventrale Abplattung, die Vergrößerung der Adhäsionsfläche, Fixations- und Retentionseinrichtungen, Reduktion von Haaren u. a. ermöglichen enges Anschmiegen an das Substrat und dadurch Liegen in der Grenzschicht. „Dieses Verhalten erklärt denn auch die überraschende Beweglichkeit dieser Tiere selbst in stark strömendem Wasser“ (Ambühl 1962). Eine auffallende Anpassung an die Grenzschicht scheint die geringe Körpergröße einiger Arten der torrenticolen Steinfafauna zu sein. Die Massen an *Baetis*-Eilerven auf stark überspülten Steinen sind offenbar durch die Grenzschicht vor der Strömung geschützt. Viele Mitglieder der Bachfafauna sind gegenüber verwandten Formen in stehenden Gewässern von geringerer Körpergröße z. B. *Baetis*-Larven oder *Gammarus pulex*. Die Grenzschicht erlaubt den sehr kleinen Formen, sich ohne besondere Anpassungseinrichtungen der direkten Wirkung der Strömung zu entziehen und den Vorteil der Nahrungs- und Sauerstoffversorgung auszunutzen.

Die Larven von *Epeorus* und *Rhithrogena* sind zahlreich unter den Beutetieren von *Cinclus* zu finden. Sie leben in der reißenden Strömung. Der Körper ist stark abgeplattet und kann sich mit der gesamten Unterseite, wozu auch die Kiemen zu rechnen sind, ansaugen. Dadurch kann das Tier von der Strömung nicht abgehoben werden und lebt nicht nur in sondern auch unter der Grenzschicht (Ambühl 1962).

Auch die zarten *Baetis*-Larven bilden zeitweilig einen großen Teil der Nahrung der Wasseramsel. Diese Organismen sind nach dem Stromliniensystem gebaut und bieten der Strömung wenig Widerstand. Ist die Strömung mäßig, stehen diese Larven hochaufgerichtet auf den zierlichen Beinen. Erst in stärkerer Strömung (etwa ab 0,1 m/sec) ducken sie sich, wahrscheinlich ziehen sie sich dadurch in die Grenzschicht zurück.

Cinclus erbeutet öfter die *Ecdyonurus*-Larven. Diese verhalten sich nach Ambühl (1959) anders als die anderen genannten Ephemeropterenlarven. Sie haben bewegliche Kiemen und können sich nicht am Substrat ansaugen. „Tief niedergeduckt, aber dem Substrat doch nicht ganz nahe, stehen sie, falls ungestört, während längerer Zeit am selben Ort, mit Vorliebe an schwach überströmten Stellen, doch jederzeit imstande, an rasch überströmte Orte zu wechseln“ (Abb. 6).

Totwasser: Wie verändert sich die Strömung an den Unebenheiten des Benthalls? Bis zum Scheitelpunkt der Steine herrscht ungestörte Strömung. Hier tritt Ablösung ein, das heißt die Zone hinter dem Stein ist von der freien Strömung abgetrennt. Durch Wirbel wird das Wasser in dieser Totwasser-Zone in dauernder

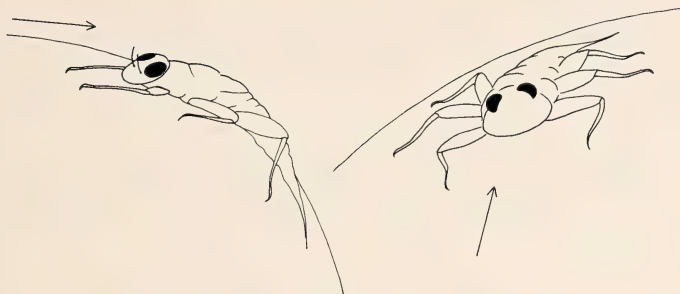


Abb. 6: *Ecdyonurus venosus*, Nymphe (etwa 12 mm lang), am Rande des Steines gegen die Strömung gerichtet (nach Fotos gezeichnet, aus Ambühl 1959).

mäßiger Bewegung gehalten. Jede der Unebenheiten des Bachbodens (Steine, Pflanzen u. a.) hat ihr bestimmtes Totwasser und so bildet die bodennahe Wasserschicht zwischen den herausragenden Teilen einen eigenen Lebensraum. Zum Stratotop Benthal gehören somit zwei Choriotope: die freien überströmten Steinflächen (Ober- und Vorderseite der Steine) und die Totwasserbezirke (abgekehrte Seite der Steine und deren Unterseite, Raum zwischen den Steinen und in Pflanzenbüscheln). So ist es zu erklären, daß sich im strömenden Gebirgsbach neben Arten, welche sich eindeutig der direkten Wasserströmung exponieren (wie *Epeorus*, *Rhithrogena*, *Ecdyonurus*) auch Arten finden, die eigentlich nicht ins Rhithral passen, wie z. B. *Gammarus* oder die Trichopterenlarven *Stenophylax* und *Odontocerum*. Sie leben geschützt im Totwasser hinter Steinen, in den Zwischenräumen der Schotter- und Kiesbezirke und im Inneren der Pflanzenbüschel (Algen, Moos, höhere Wasserpflanzen), nutzen aber die physiologischen Vorteile des fließenden Wassers und besitzen außer ihrem rheophilen Verhalten keine weiteren Anpassungen. Nur während kurzfristigem Wechsel des Choriotops sind sie der Strömung ausgesetzt. Ein bedeutender Teil des gesamten tierischen Lebens im Rhithral lebt im Totwasser, besonders der Schnellen. In den Moos- und Algenbüscheln herrscht extremes Totwasser. Hier leben vornehmlich kleine zarte Spezies von Chironomiden, Trichopteren (Hydroptiliden), Coleopteren, Gammariden sowie die Junglarven verschiedener Ephemeropteren-, Plecopteren- und Trichopterenarten. Die Eilarven besiedeln, wenn Vegetation fehlt, die Grenzschicht der Bachsteine.

(3) Die Wirkung der Strömung auf die Zusammensetzung des Benthos

Jede Fließwassertierart hat ihr eigenes, charakteristisches Rheospektrum, das heißt einen mehr oder weniger spezifischen Geschwindigkeitsbereich des fließenden Wassers, den sie bevorzugt. Dies erklärt zu einem Teil die Feststellung, daß die Fauna und Flora der Fließgewässer nicht homogen verteilt sind, sondern aus einem Mosaik von verschiedenen Chorio- und Merozönosen innerhalb des Benthos bestehen. Ambühl (1959) hat verschiedene Organismen auf ihre Lebensansprüche gegenüber der Fließgeschwindigkeit untersucht (außer bei *Gammarus* und *Ancylus* nur die Larvenstadien). Seine Feststellungen an einigen Arten, die nach meinen Befunden häufig von *Cinclus* erbeutet wurden, sind wie folgt:

Gammarus pulex: lebt in allen möglichen Gewässern, im Fluß, Bach, Teich, Seeufer, Wiesengräben u. a. Zeigt Vorliebe für mäßig bewegtes Wasser (Strömungsoptimum 0,15 m/sec). Eine physiologische Notwendigkeit sich strömendem Wasser auszusetzen, besteht nicht. In der Strömung kommt er nur in Totwässern oder im Pflanzengewirr der Ufer vor.

Ecdyonurus spec.: überall, aber in geringer Dichte, am ehesten in mäßig überströmten kiesigen Stellen, weniger am Ufer. Die Gattung hält sich in der Regel in Totwässern auf, ist aber imstande, zur Nahrungssuche auch sehr starker Strömung zu widerstehen.

Baetis spec.: die Eilarven haben optimale Entwicklung in einer Strömung von 0,02 m/sec, also nahezu stagnierendes Wasser. Ausgewachsen kommen sie überall im Fließgewässer vor, wo stärkere Strömung von 0,1 m/sec und mehr herrscht, selbst an Stellen, wo nur noch *Liponeura* auftritt. *Baetis* ist Hauptvertreter der lithophil-rheobionten Fauna.

Ephemerella ignita: lebt in langsam (etwa 0,1—0,2 m/sec) überströmten Stellen, meist im Totwasser, bevorzugt als Substrat Schlamm, Sand und Pflanzengewirr.

Habroleptoides spec.: ähnlich wie *Ephemerella*, aber noch mehr im Strömungsschatten. Die Larven leben vornehmlich unter großen Steinen, im Schlamm, zwischen einzelnen Kieselsteinen und in Ufernähe. Maximales Vorkommen bei etwa 0,1 m/sec.

Nemoura spec.: verschiedenste Strömungsgeschwindigkeiten wie auch *Leuctra geniculata*. Entzieht sich der Strömung unter Steinen und in Ritzen. Flieht aber stagnierendes Wasser.

Helmis maugei: nirgends häufig, bevorzugt gemäßigte Strömung. Hält sich meist in Ufernähe und in Pflanzenbüscheln auf, relativ langsame Fortbewegung.

Rhyacophila spec.: lithophile Art, bevorzugt Stellen mit starker Strömung z. B. auf glatten Steinen. Stets sehr geringe Individuendichte. Das Strömungsoptimum von *Rh. dorsalis* liegt bei 0,8—0,9 m/sec.

Hydropsyche angustipennis: Charakterart der rasch fließenden Bäche. Carnivore Art (Fangnetze bauend), an Stellen mit stärkerer Strömung.

Simulium spec.: extrem rheobiont, bei hohen Fließgeschwindigkeiten in größerer Menge, stellenweise Massenentwicklung in stürzender Strömung. Bevorzugt ähnliche Stellen wie *Baetis* und *Hydropsyche*.

Ancyclus fluviatilis: ist eine der bekanntesten rheophilen Arten. Vorkommen besonders in Strömung von 0,2—0,9 m/sec. Mit dem Anwachsen der Strömungsgeschwindigkeit bemerkt man eine Abnahme der Körpergröße (0,5—0,6 m/sec = die größten, 8—9 mm; 0,97 m/sec = die kleinsten, 3—4 mm). Diese Beziehung wird als Anpassung an die Grenzschichtverhältnisse gedeutet.

(4) *Cinclus* als Fließwassertierart

Cinclus ist keine ausgesprochen rheostene Art: sie lebt nicht ausschließlich im Wasser, sondern sucht nur jeweils kurzzeitig, aber häufig, zur Nahrungssuche strömendes Wasser auf. Den Grad der Einnischung in das Ökosystem des Rhithrals zeigen zunächst folgende ethologische Kennzeichen:

Das Tauchen, die Fortbewegungsweise unter Wasser gegen die Strömung und die verschiedenen Verhaltensweisen bei der Nahrungssuche im fließenden Gewässer.

Der Schlafplatz befindet sich nach Möglichkeit unmittelbar über stark strömendem oder tiefem Wasser. Bei Störung lassen sich die Vögel oft zunächst auf oder in das Wasser fallen, bevor sie wegfliegen.

Das Nest wird regelmäßig über, an, ja sogar hinter stark strömendem oder herabstürzendem Wasser gebaut. Die Nestöffnung ist nach Art einer Fallröhre auf den Stromstrich gerichtet.

Bei Beunruhigung stürzen sich schon die noch nicht flugfähigen Nestlinge in das Wasser, tauchen eine Strecke, während sie rasch vom strömenden Wasser weggetragen werden, schwimmen weit unterhalb ans Ufer und ducken sich.

Die Vögel lassen einen kurzen aber lauten Lockruf hören. Offenbar haben auch das „Knicksen“ des ganzen Körpers und das „Blinzeln“, wobei — nach meinen Fotos zu urteilen — das außen weiße obere Augenlid nach unten bewegt wird, eine Mitteilungsfunktion am rauschenden Gewässer zu erfüllen.

Abbildung 7 veranschaulicht, wie *Cinclus* in rasch fließendem Wasser taucht und sich dabei gegen die Strömung fortbewegen kann. Mehrfach war diese Fortbewegungsweise Gegenstand von Untersuchungen. Csörgy (1927) spricht von dem „hydrodynamischen Effekt beim Tauchrennen der Wasserramsel“ als einer Erscheinung, die wir in der Vogelwelt sonst

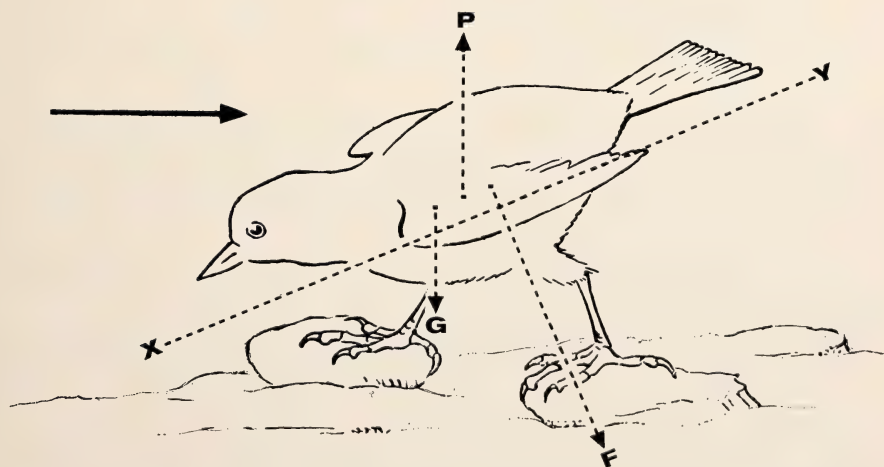


Abb. 7: Die Kräfte, die auf eine tauchende Wasserramsel einwirken: P = Auftrieb, G = Gewicht, F = Strömungsdruck auf die Fläche X—Y (nach Zeichnungen aus Vogué 1934 und Hesse-Doflein 1935, verändert).

nirgends finden. Durch die Schrägstellung des Körpers, wobei der Kopf geneigt, der Schwanz angehoben und die Flügel etwas vom Körper abgewinkelt gehalten werden, wird der Vogel durch die Strömung nach unten gedrückt. Er kann die Füße bei der Fortbewegung auf dem Grunde benutzen. Nach Vogué (1934) wirken in dieser Situation das Gewicht des Vogels auf seinen Schwerpunkt G und der Auftrieb in P (Abb. 7). Wenn G kleiner ist als P wird der Vogel an die Oberfläche steigen, wenn er nicht durch Flügelbewegungen den Ausgleich bewirkt. Bildet er bei leicht geöffneten Flügeln eine geneigte Fläche gegen die Strömung (X—Y), dann wird die Differenz G—P durch den Strömungsdruck auf diese Fläche ausgeglichen und die Wasseramsel darüber hinaus nach unten gedrückt (F). Der Vogel hält sich mit seinen Krallen am Boden fest und läuft gegen die Strömung.

Unsere Kenntnisse über die Besonderheiten des Körperbaues der Wasseramsel im Hinblick auf ihre Lebensweise beruhen erst zu einem Teil auf exakten anatomisch-physiologischen Untersuchungen. Als kennzeichnende Anpassungsmerkmale werden in der Literatur angeführt:

Alle Knochen mit Ausnahme der Schädelknochen sind im Gegensatz zu den hohlen Knochen der meisten Vögel mit Mark gefüllt (Erhöhung des Gewichtes beim Tauchen).

Wasseramseln haben ein viel dichteres Gefieder als andere Sperlingsvögel (Wärmeisolation) Sie besitzen eine besonders große Bürzeldrüse (Die Dichte und geordnete Lage des Federkleides sowie das häufige Einfetten desselben mit dem Bürzeldrüsensekret sollen die Wasserfestigkeit des Gefieders bedingen).

Die Flügel sind relativ kurz, etwas gebogen und kräftig (Ruderfunktion beim Tauchen).

Schwimmhäute zwischen den Zehen fehlen (sie wären hinderlich im flachen strömenden Wasser).

Lauf und Zehen sind kräftig ausgebildet und mit dicken Hornschienen und -platten besetzt (Schutz gegen das Stoßen an Steinen). Die Krallen sind spitz und haben scharfe Kanten (zum Halten an glatten Steinen und Abstoßen am Gewässergrund).

Die Nasenöffnungen werden beim Tauchen durch Häute verschlossen (Verhinderung des Eindringens von Wasser beim Tauchen).

Ein höheres Akkommodationsvermögen des Auges durch stärkere Ausbildung der spezifischen Augenmuskulatur (Anpassung an das Sehen in der Luft und im Wasser).

Bisher wurde noch nicht auf die Strömung als möglicher Faktor der Mortalität der Wasseramsel hingewiesen, nämlich auf die durch die Strömung bedingte Bewegung der Gerölle auf dem Grunde der Fließgewässer. Besonders zur Zeit des Hochwassers verschiebt der Strömungsdruck die Steine und transportiert sie weiter flußabwärts. Die Wasseramseln stecken bei der Nahrungssuche am Gewässergrund

häufig Schnabel und Kopf mit heftigen Stoßbewegungen in alle Schlupfwinkel zwischen und unter die Steine, wie ich es bei den zahmen Vögeln in der Transportvoliere am Fluß genau erkennen konnte. Es ist möglich, daß sie dabei durch den Druck der sich verschiebenden Gesteine Verletzungen erleiden. Diese Vermutung wird noch dadurch begründet, daß ich nach Hochwasser zu verschiedenen Zeiten und an unterschiedlichen Gewässern am Ufer insgesamt drei tote Wasseramseln fand. Zwei konnten nicht mehr untersucht werden. Die dritte lag auf dem Rücken, schien völlig unversehrt und noch nicht lange tot zu sein (Oberlauf der Lüder 10. 6. 1966). Wie die Untersuchung ergab, war der Vogel an Stoßverletzungen (Wirbelbrüche und blutunterlaufene Stellen an Kopf und Hals) gestorben.

f) *Die Brutreviere im Rhithral und Potamal*

(1) Gliederung der Reviere

Cinclus ist eine streng reviergebundene Spezies, die besonders zur Brutzeit zusagende Gewässerstrecken als Brutreviere (Territorien) besetzt hält und gegen Artgenossen und gelegentlich auch gegen andere Vogelarten verteidigt. Wichtigste Bestandteile der Brutreviere sind der Nistplatz und die Bereiche des Fließgewässers, die zur Ernährung fortwährend aufgesucht werden. Außerdem benötigen die Wasseramseln schattige Stellen. Hier halten sie sich meistens auf, verbergen sich und nächtigen. In der Regel sind Neststandort, Nahrungsraum, Ruheplatz und Schlafplatz nicht weit voneinander entfernt. Die Sicherheit des Nistplatzes scheint den Vögeln wichtiger zu sein als dessen Lage zu den anderen Abschnitten des Reviers. So fand ich Nistplätze in und an Mühlen, die abseits von den Bächen und Flüssen lagen und nur durch schmale, freiliegende oder teilweise abgedeckte Mühlgräben mit diesen Verbindung hatten. Die Wasseramseln brüteten hier immer wieder, obwohl sie zur Fütterung stets eine Strecke über gehölzfreie Wiesen und Gärten fliegen mußten, weil die Niststelle, nahe am herabstürzenden Wasser beim Mühlrad gelegen, ein hohes Maß für die Sicherheit der Brut bot.

„Optische Marken“ (Laven 1949) sind bestimmte Stellen im Revier wie der Anflugstein unter dem Nest, Raststeine bei der Nahrungssuche und zur Bildung der Speiballen, Schlagsteine zur Bearbeitung der Röhrenköcher der Trichopteren, Start- und Landesteine bei den Tauchjagden.

Zeigen auch alle Reviere der Wasseramseln viele gemeinsame Kennzeichen, so unterscheiden sie sich doch noch in vielen bedeutenden Merkmalen. Die Ursachen dieser Verschiedenheiten sind die unterschiedlichen Lebensbedingungen in den einzelnen Abschnitten jedes Fließgewässers.

(2) Das Choriotopegefüge

Der Bergbach besitzt in seinem Benthal mehr verschiedenartige Choriotope als der Fluß. Seine einzelnen Choriotope nehmen kleinere Areale ein und wechseln flächenmäßig häufiger einander ab, sie bilden ein feines Mosaikraster (Abb. 8). Die Rhithralbiotope sind gekennzeichnet durch die häufige Folge und relative Länge der lotischen Bachstrecken. Vor allem die steinigten, felsigen und kiesigen

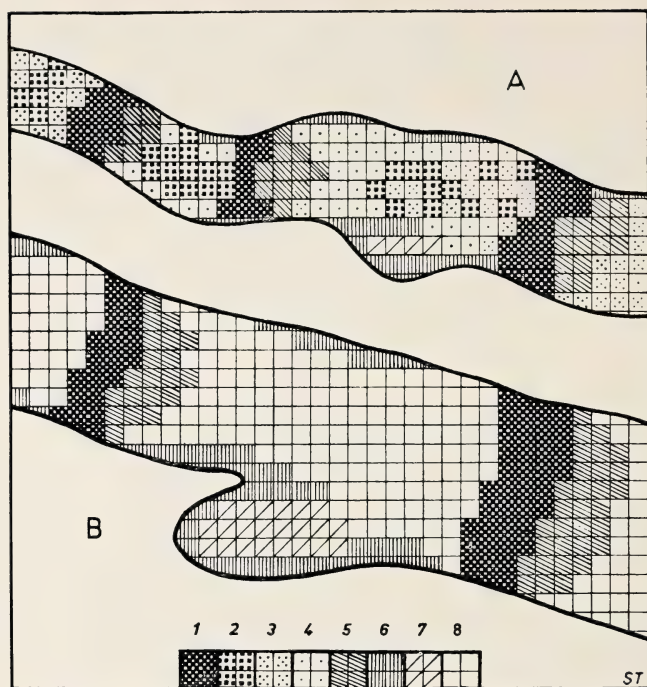


Abb. 8: Gliederung des Gewässerbodens im Rhithral, A, und Potamal, B (nach Steffan 1965).

- 1 = Wasserschnellen, lotische Bezirke (Eurheal),
- 2 = steiniger felsiger Bachgrund (Makrolithal),
- 3 = kiesiger Bachgrund (Mikrolithal),
- 4 = sandiger Bachgrund (Psammal),
- 5 = Stellen mit flutender Wasservegetation (Interphytal),
- 6 = ripicole Pflanzengesellschaften, Phragmitetalia (Epiphytal, Interphytal),
- 7 = schlammige Stillwasserzonen (Pelal),
- 8 = toniger Flußboden (Argillal).

Choriotope sind typisch. Die Mannigfaltigkeit der Kleinbiotope hat die Entwicklung verschiedener Tierarten zur Folge. Im Gegensatz dazu haben die Biotope des Flusses ausgedehnte lenitische Stillwasserzonen. Die zuweilen den ganzen Flußlauf unterbrechenden Schnellen (z. B. an Wehren) mit Flußschotter als Untergrund haben starke Strömung wie im Rhithral. Charakteristisch für das Potamal ist die geringe Zahl sich voneinander unterscheidender Choriotope. Die vorhandenen sind relativ großflächig entwickelt und wechseln einander nicht so oft ab.

(3) Die unterschiedlichen Biozönosen

Finden die Wasseramselfen in allen Abschnitten der Bäche und Flüsse dieselben Nahrungsorganismen?

Die physiographischen Unterschiede zwischen den beiden Regionen Rhithral und Potamal sind erheblich. So erstaunt es nicht, daß mit Beginn des Potamal ein einschneidender Faunenwechsel festgestellt wurde.

Die Zusammensetzung des Rhithron war über eine Bachstrecke hinweg gesehen recht einheitlich. Entsprechend der Gliederung des Potamal in die Ruhigwasserstrecken und die Schnellenbereiche zeigte das Potamon dagegen zwei typische Varianten. Illies (1958) hat diese nach Käferfamilien benannt, da sie besonders konstant auf jeweils eines der genannten Substrate beschränkt sind:

Halipliden-Dytisciden-Variante der Ruhigwasserstrecken: mit z. B. *Haliplus fluvialis* (Coleoptere), *Chloeon dipterum* (Ephemeroptere), *Asellus aquaticus* (Crustacee) und *Haemopsis sanguisuga* (Hirudinee). Trichopteren fehlen fast völlig!

Dryopiden-Variante der Schnellenbereiche: mit z. B. *Helmis maugei* (Coleoptere), *Athripsodes spec.* (Trichoptere), *Baetis div. spec.* (Ephemeroptere), *Asellus aquaticus* (Crustacee) und *Erpobdella octoculata* (Hirudinee).

Die Unterschiede der beiden Lebensgemeinschaften sind erheblich. Echte Rheophile, die typische Besiedler des Rhithrals sind, treten nur in der Dryopiden-Variante auf. Die Halipliden-Dytisciden-Variante besteht aus Arten, die selbst oder mit nächsten Verwandten in stehenden Gewässern vorkommen. Das Potamal ist also eine Übergangsregion, in der sich Arten der Bach- und Seenfauna treffen.

(4) Die Reviergröße

Die Reviere der Wasseramsel im Epirhithral waren relativ lang, etwa 1 km und mehr (Abb. 9, 1). Sie umfaßten das schmale Ufer und den hier etwa 0,5—2 m breiten Wasserlauf. In Gefällsstrecken können die Reviere viel kürzer sein. So fand Schuster (1953) in der Gefällszone des Ostvogelsberges im Lautersystem Reviere, die weniger als 1 km, sogar nur 400 m lang waren. Die Wasseramseln des Hyporhithrals besiedelten im allgemeinen Gewässerstrecken von weniger als 1 000 m Länge. Der Bach war etwa 2—5 m breit. Durch die streckenweise parallel zum Hauptgewässer fließenden und dann einmündenden Wiesenbäche, durch die künstlich geschaffenen Wiesengräben und durch Windungen und Verzweigungen des Hauptgewässers und die breitere Uferzone waren die Reviere vom Metarrhithral an vielgestaltiger (Abb. 9, 2). Ganz im Gegensatz zum Verhalten im Epirhithral verließen die Wasseramseln, wenn man sie getrieben hatte, an der Reviergrenze oder schon vorher den Fluß und flogen in die einmündenden Nebengewässer oder über die Wiesen zu diesen. Besonders in Zeiten der Wassertrübung (z. B. nach Wolkenbrüchen), bei Hochwasser im Hauptfluß, im Winter und bei Gefahr konnte ich die Wasseramseln dieser Reviere in den seitlichen Nebengewässern finden. Diese manchmal nur 0,5 m breiten und oft von Gehölzen umsäumten Kleinstgewässer in der Nähe des Hauptwasserlaufes boten stellenweise bessere Schutzmöglichkeiten und offenbar zeitweilig günstigere Nahrungsbedingungen als das Hauptgewässer. Durch Einbeziehen der Nebengewässer in die Reviere wurden diese viel umfassender, als wir es weiter oberhalb im Bach feststellten.

Gemeinsam war allen Revieren des Rhithrals, daß sie regelmäßig aneinandergereiht lagen und ein „Siedlungsband“ bildeten. Dieses

zeigte freilich stets Lücken, die durch ständig unbesetzte Gewässerstrecken (z. B. ein mit Betonmauern ausgebauter Abschnitt in einem Dorf) oder zeitweilig unbesiedelte Reviere (z. B. wenn ein Paar oder Partner ausfiel) entstanden waren.

Im Gegensatz zum Rhithral war die Siedlungsweise im Potamal inselartig (Abb. 9, 3). Die entsprechenden Gewässer im Untersuchungsgebiet hatten eine Breite von 5—20 m. In der Regel waren es größere Mühlen mit breiten Wehren und Mühlgräben mit Baumbestand, die *Cinclus* die Möglichkeit der Ansiedlung boten. Das Wehr mit flachem strömendem Wasser, die Uferzone am Mühlgraben, besonders aber der günstige Brutplatz am Mühlrad oder unter der Steinbrücke befriedigten die Lebensansprüche der Wasseramseln. Indem der Mensch durch den Bau von Mühlen mit Wehren und Mühlgräben Flachwasserstrecken mit stärkerem Gefälle und dadurch künstlich lotische Rhithralbiotope innerhalb des Potamals schuf, hat er den Wasseramseln die Ausbreitung in der ausgedehnten Flußregion ermöglicht.

Der Vergleich der drei Reviertypen in Abb. 9 zeigt, daß zur Kennzeichnung der Größe eines Wasseramselreviers die Angabe der Länge der von einem Paar be-



Abb. 9: Reviertypen der Wasseramsel in verschiedenen Gewässerabschnitten der Fulda, 1 = Epirhithral, 2 = Hyporhithral und 3 = Epipotamal; Gewässer = liniert, Revieregrenzen = punktiert, Nistplätze = schwarze Kreise.

siedelten Gewässerstrecke nicht ausreicht. Die Revierlänge nimmt bachabwärts ab, entsprechend nimmt aber die Breite des Gewässers zu. Deshalb ist außer der Länge auch die Breite der Gewässerstrecke oder wenigstens der Name der betreffenden Fließwasserzone (Epi-, Metarhithral usw.) anzuführen. Auch gehören die von den Vögeln regelmäßig aufgesuchten einmündenden Nebengewässer zu den Revieren und müssen vermerkt werden. Unklar blieb zunächst, wie die Brutpaare in den Schnellenbiotopen des Potamals bei den wenigen zur Verfügung stehenden und kleinflächigen Flachwasserstellen sich und ihre Brut ernähren können, selbst wenn man berücksichtigt, daß die Vögel hier einmündende Nebenbäche aufsuchen.

Die Reviergröße darf nicht mit dem *Nestabstand* verwechselt werden. Der Nestabstand kann relativ gering sein, wenn die Nistplätze nahe an der gemeinsamen Reviergrenze liegen (Abb. 9, 1). Er ist weit, wenn sich die Nester an den entgegengesetzten Enden der Reviere befinden. Als geringsten Abstand von 2 besetzten Nestern fand ich 500 m (unterhalb Gersfeld an der Fulda). Die zugehörigen Reviergrößen betrugen 1 000 bzw. 900 m. Peitzmeier (1969) berichtet von zwei Revieren mit nur 150 m Nestabstand in Westfalen.

g) *Nahrungsreiche und nahrungsarme Gewässerabschnitte*

(1) Biomasse des Benthos

Die Arbeitsmethoden quantitativer Untersuchungen der Fließgewässer sind immer noch sehr unbefriedigend (Schwoerbel 1966). Wir wissen aber, daß durch das Zusammenwirken zahlreicher und verschiedener Faktoren an einer Stelle eine reiche tierische Besiedlung und schon in geringer Entfernung davon eine ausgesprochene Tierarmut herrschen kann. Ein fließendes Gewässer ist in sich in ständigem Wechsel begriffen und zwar räumlich wie zeitlich. Sein Nahrungsreichtum kann durch verschiedene Werte angegeben werden. Dabei muß zwischen der *Besiedlungsdichte* (Anzahl/Flächeneinheit) und der *Biomasse*, der augenblicklich in einem Gewässer vorhandenen Masse an organischer Substanz (Gewicht/Flächeneinheit), unterschieden werden. *Produktion* ist die Erneuerung der Biomasse in der Zeiteinheit. Das Nahrungsangebot für die Wasserramsel stellt dann der von ihr erreichbare und verwertbare Teil der Besiedlungsdichte bzw. Biomasse der Rheobiozönose dar.

In mehreren Wasserramselrevieren habe ich zur Feststellung der Biomasse des Benthos nach der Methode von Schröder (1932) zunächst die Besiedlungsdichte ermittelt. An mehreren verschiedenen Stellen in Schnellenbezirken wurden jeweils von 20 Steinen alle Benthostiere gewonnen und die größte Projektion der Steine (= Besiedlungsfläche) gemessen. Danach wurden die gesammelten und mit Filtrierpapier etwas getrockneten Tiere gewogen und ihr Gewicht je Quadratmeter berechnet. Die Untersuchungen in Rhithralrevieren ergab eine Biomasse an Benthosorganismen von 3 bis 10 g/m². Nach Illies (1961 a) beträgt die Biomasse des deutschen Mittelgebirgsbaches normalerweise etwa 5–15 g/m². Dies entspricht einer durchschnittlichen Besiedlungsdichte von 500–2 000 Tieren pro Quadratmeter. Die Werte der einzelnen Proben schwanken je nach Jahreszeit und Gewässerbeschaffenheit in weiten Grenzen.

Fischereifachleute haben eine Einteilung der Fließgewässerabschnitte nach ihrem Nahrungsreichtum vorgenommen (Albrecht 1959). Sie unterscheiden:

Nahrungsreichste Fließgewässer:

Gewässer mit mäßiger bis schwacher Strömung, schlammigem Boden und ausgedehnten Pflanzenbeständen. — Es sind die schon beschriebenen lenitischen Abschnitte, die ihre größte Ausbildung im Potamal haben. Sie werden von *Cinclus* regelmäßig in der Uferzone aufgesucht. Der Nahrungsreichtum bezieht sich auf Arten, die nicht zu den spezifischen Nahrungstieren der Wasseramsel gehören und im Schlamm leben.

Gewässer mit schneller Strömung und Steingrund (mittlere Größe der Steine). Dichte Besiedlung mit Ephemeropteren-, Plecopteren- und Trichopterenlarven.

Diese Strecken wurden bereits als lotische Gewässerabschnitte gekennzeichnet. Sie bilden den größten Teil des Rhithrals. Im Potamal bestehen ähnliche Lebensräume an Wehren und Geröllstrecken. Dieser Gewässertyp ist der am häufigsten aufgesuchte Nahrungsbezirk und überhaupt der typische Lebensraum der Wasseramsel.

Fließgewässer mit mittlerem Nahrungsreichtum:

Gewässer mit schwacher Strömung, Schlammablagerungen und ohne Unterwasserpflanzen. Die Uferregion wird von den Wasseramseln nur vorübergehend aufgesucht.

Gewässer mit schneller Strömung und grobem Kies oder Felsbrocken auf der Bachsohle. Im Untersuchungsgebiet bildet dieser Gewässertyp weite Abschnitte des Epirhithrals. Für die Wasseramseln sind stellenweise günstige natürliche Nistgelegenheiten an Felsen, Baumstämmen und Wasserfällen. Ständiges Brutgebiet der Wasseramsel.

Nahrungsarme Fließgewässer:

Gewässer mit mäßiger Strömung, Substrat aus feinem Kies, Sand, hartem Boden oder glattem Felsgrund. Wasserpflanzen fehlen. Ephemeropteren-, Plecopteren- und Trichopterenlarven sind selten. Zur Nahrungsaufnahme nur gelegentlich von Wasseramseln aufgesucht.

(2) Lotische Bezirke im Potamal

Während die in den Rhithralbiotopen bestehenden Wasseramselreviere ähnliche Lebensbedingungen aufwiesen (ausgedehnte lotische Bezirke), bestand zwischen diesen und den im Potamal gelegenen Revieren ein größerer Unterschied. Es wurde schon darauf hingewiesen, daß den Wasseramseln in diesen im Potamal isoliert liegenden Biotopen nur relativ kleinräumige lotische Bezirke, nämlich vom Menschen geschaffene Wehre oder natürliche Geröllstrecken zur Verfügung standen. Wie konnten die Wasseramseln dieser Reviere ihren Nahrungsbedarf decken?

Nach den Angaben von Illies (1958) haben diese kurzen lotischen Potamalabschnitte sowohl gegenüber den Stillwasserstrecken desselben Flusses als auch im Vergleich zu den entsprechenden lotischen Abschnitten des Rhithrals eine erheblich höhere Besiedlung an benthischen Organismen. Nur ein Fließwasserbiotop hat eine ähnlich hohe oder noch höhere Benthos-Besiedlung: die Teich- und Seeausflüsse.

Sowohl in den Schnellen der Flüsse als auch in den Ausflüssen von stehenden Gewässern wird das Gros der Benthostiere von solchen Formen gebildet, die zum Ernährungstyp der Filtrierer gehören, wie vor allem die fangnetzbauenden Trichopterenlarven (z. B. *Hydropsyche* spec., *Polycentropus* spec.) und die Simulium-Larven. Da diese Tiere aus dem vor den Schnellen liegenden langen Stillwasserabschnitt sehr reichlich Plankton erhalten, treten sie in besonders großen Mengen auf. Illies (1956 a) stellte in lappländischen Waldbächen im normalen Bachlauf $2,8 \text{ g/m}^2$, 200 Meter nach einem Seeauslauf $14,5 \text{ g/m}^2$ und im Seeausfluß 67 g/m^2 Biomasse fest. Needham (nach Albrecht 1959) fand unterhalb einer Talsperre in Californien 105 g/m^2 und Albrecht (1959) unterhalb von Talsperren an der Saale/Thüringen bis 60 g/m^2 Biomasse.

Pastuchow (1961) berichtete, daß am Ausfluß der Angara aus dem Baikalsee, wenn der See zufriert, auf einer 6—15 km langen eisfreien Strecke alljährlich viele Wasseramseln überwintern. Im Winter 1958/59 wurden hier 50 und 1959/60 sogar 93 überwinternde Wasseramseln gezählt, als sich die eisfreie Strecke bis auf 6—8 km verkleinert hatte. Zu diesem Abschnitt der Angara kamen die Vögel deshalb, weil hier die Strömungsgeschwindigkeit am größten war und die Wassertiefe im Uferbereich nur 0,8 m betrug. „Den Gewässergrund suchen die Wasseramseln auf, weil er ein gutes Substrat für die Bodentierwelt, insbesondere Gammariden ist, der Grundnahrung der Wasseramseln.“ Die Anzahl der auf so relativ kurzer Strecke überwinternden Wasseramseln ist die höchste, die ich in der Literatur über Ansammlungen von dieser Vogelart finden konnte. Auch der von Pastuchow angegebene von R. A. Golyschkina 1957 ermittelte Wert der Biomasse des Geröllbodens der Angara in der Ausflußstrecke von $1\,327 \text{ g/m}^2$ überragt bei weitem alle vorher angegebenen Werte.

Der große Nahrungsreichtum der oft kleinräumigen Fluß- und Ausflußschnellen war offenbar der eigentliche Grund für die regelmäßige Besetzung dieser Brutreviere. Allerdings hatte Cinclus im Untersuchungsgebiet viele solche Stellen wegen Mangel an Nistplätzen durch Mühlenumbau, wegen Abschlagen der Ufergehölze oder Wasserverunreinigung und Vernichtung der Nahrungstiere verlassen. Die hohe Nährtierdichte der Potamal-Schnellenbezirke erklärt schließlich auch die Feststellung der Avifaunisten, daß sich Wasseramseln an natürlichen lotischen Flußstrecken als auch an von Menschen errichteten Flußwehren im sonst unbesiedelten Norddeutschen Tiefland und Dänemark durchziehend und im Winter aufhielten, sich ansiedelten und vereinzelt brüteten (Holmbring und Kjedemar 1963, Mortensen 1969, Gedat und Schulze 1971).

3. Das Beziehungsgefüge aller Umweltfaktoren der Wasseramsel

a) *Monotop und Monozön*

Auf die besonderen Schwierigkeiten ökologischer Studien an Vögeln wies schon Palmgren (1941) hin. Nach ihm ist der Komplex der ökologischen Beziehungen der Vögel derart verwickelt, daß eine Kausalanalyse selbst nur in bezug auf einzelne Arten lückenhaft werden muß. Neuerdings befaßte sich Mauersberger (1970) mit grundlegenden Begriffen der Ökologie der Vögel und stellte fest, daß die Verwendung der Begriffe Biotop und Monotop in der Ornithologie problematisch sei, da es sich um nicht ortsgebundene Tiere handele. Vögel könnten in einer Gegend oder zeitweise in

diesem Biotop, in einem anderen Land oder zu einer anderen Zeit in jenem Lebensraum vorkommen.

Cinclus gehört sogar drei Lebensräumen an: Land, Wasser und Luft. Besonders der ständige Wechsel im Aufenthalt dieses Vogels zwischen Ufer und strömendem Wasserlauf ist typisch, und es gibt keine andere Singvogelart, die in ähnlicher Weise „amphibisch“ lebt. Aus diesen Gründen ist die ökologische Erforschung der Wasseramsel besonders schwierig, und es bedarf noch vieler gründlicher Einzeluntersuchungen, um das differenzierte Umweltgefüge dieser Art einmal überschauen zu können.

Habitat der Wasseramsel wird hier verstanden als ihr spezieller Wohnort, ihr bestimmtes Revier oder ein Teil ihres Reviers — wie eine schattige Bachstrecke oder Schnelle, wo ich sie regelmäßig antreffen konnte (im Sinne Schwerdtfegers 1963).

Der Monotop ist umfassender als das Habitat und meint den Wohnort, die Lebensstätte einer bestimmten Wasseramsel oder der Art *Cinclus* und alle für deren Existenz notwendigen Voraussetzungen, die dieser Wohnort bietet.

Die Biotope Wasserlauf und angrenzender Ufersaum mit Gehölzgürtel und darüber befindlichem Luftraum bilden mit ihren Lebensgemeinschaften ein übergeordnetes Ökosystem, das man als Fließgewässer im weiteren Sinne bezeichnen kann. Der Monotop der Wasseramsel reicht in alle drei Biotope dieses Ökosystems höherer Ordnung hinein. Das Monozön von *Cinclus*, das Beziehungsgefüge zwischen Individuum oder Art und seiner spezifischen Umwelt (Friederichs), ist dem dreigliedrigen Monotop entsprechend ein weitreichendes Wirkgefüge. Im Querprofil des Fließgewässers hat es Anteil an den verschiedenen Biozönosen der Ufer, des Wassers und des Luftraumes. Auch im Längsprofil finden wir *Cinclus* in allen Biozönosen des Epi-, Meta- und Hyporhithrals sowie des Epipotamals.

Die Verwendung des Begriffspaares Monotop-Monozön ist in der Ökologie der Wasseramsel insofern leichter möglich als bei anderen Vogelarten, weil jeder einzelne Brutvogel außerordentlich eng an seinen Monotop, der gewöhnlich als Brutrevier bezeichnet wird, gebunden ist, und die Art überall in ihrem Areal einander sehr ähnliche Lebensräume, lotische Abschnitte der Fließgewässer, besiedelt. Dies kennzeichnet *Cinclus cinclus* als eine typisch stenotop-stenocoenose Art.

b) Ökologische Valenz

Das Monozön einer Wasseramsel stellt ein komplexes System vieler Einzelfaktoren dar, die mit unterschiedlichem ökologischem Gewicht zur Wirkung kommen und verschiedenartig korreliert sein können. Wie in den vorigen Kapiteln festgestellt wurde, vermag *Cinclus* den dominierenden Umweltfaktor des Fließgewässers, die Strömung, auch in seinen geringen, vor allem in seinen mittleren, hohen und höchsten Intensitäten zu ertragen, zu überwinden und auszunutzen. Sie ist somit euryrheob. Aber auch die ökologische Valenz der anderen Umweltfaktoren ist nicht so eng wie bisher angenommen wurde. Selbst der als typisch geltende Lebensanspruch der Wasseramsel auf „ganz reines Wasser“ hat sich in dieser übertriebenen Fassung als unzutreffend erwiesen. *Cinclus* zeigt in seinem Monozön eine relativ weite Anpassungsfähigkeit an das Faktorenspektrum, was erst durch die ungünstigen anthropogenen Einflüsse der letzten Jahre deutlich wurde. Sie ist eine stenocoenose Art, deren Beziehungsgefüge in mancher Hinsicht euryöke Merkmale aufweist.

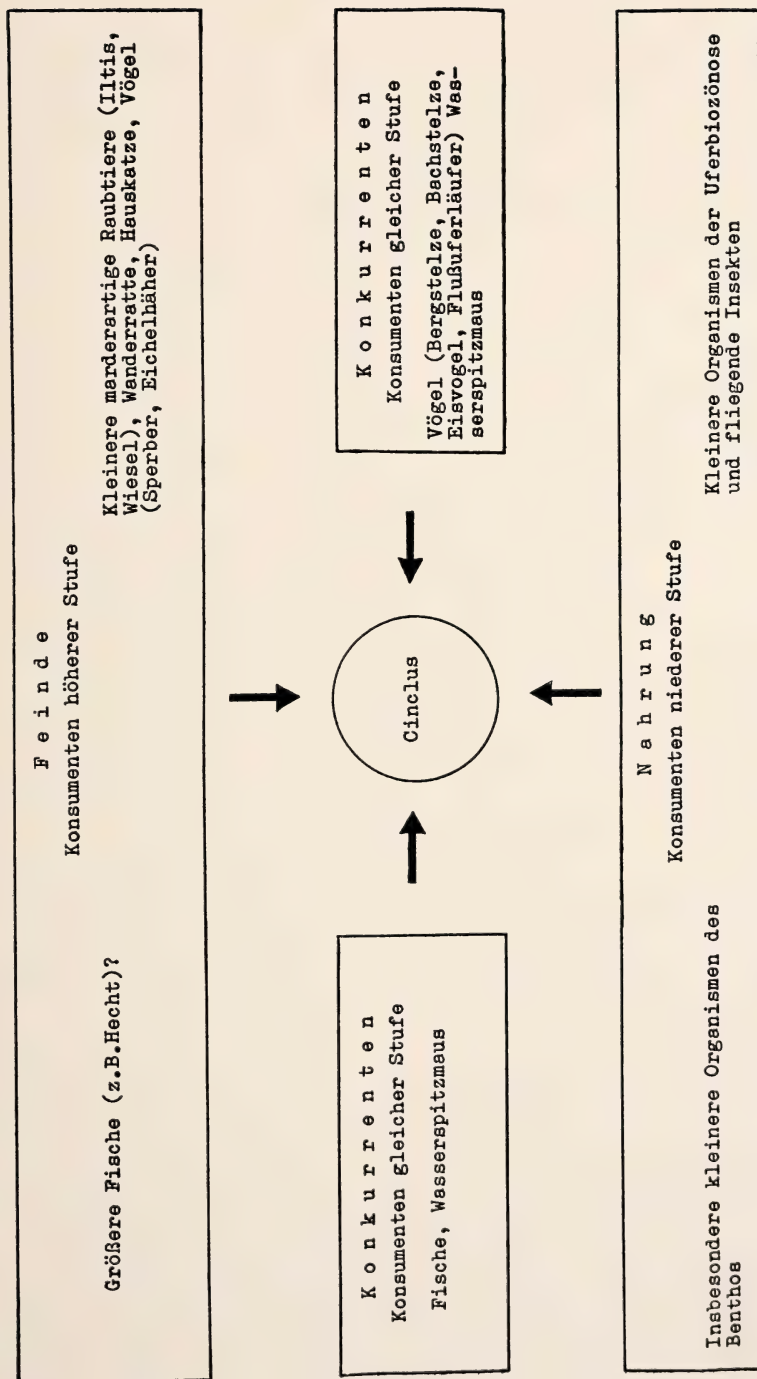


Abb. 10: Die Stellung von *Cinclus* im Gefüge der biotischen Faktoren seines Monozöns, das sich in den Wasserlauf (linke Seite), das Ufer und den darüber befindlichen Luftraum (rechte Seite) erstreckt.

c) Konsumenten verschiedener Stufe

Die Anpassung an den Wasserlauf, die in der Fähigkeit in das Wasser einzudringen und die Strömung zum Tauchen zu nutzen besteht, ermöglicht der Art, zum nahrungsreichen Benthos vorzudringen. Offenbar ist der Nahrungsreichtum dieser Stratozönose groß. Da die Siedlungsdichte von *Cinclus* gering ist, kann keine bedeutende Konkurrenz — auch nicht mit den Fischen — bestehen. Ebenso lassen die Lebensbeziehungen der Wasserramsel zu Konsumenten gleicher Stufe im Bereich des Ufers keine auffallende Konkurrenz erkennen (Abb. 10). Die hier dieselben Beutetiere jagenden Vogelarten und Säuger verteilen sich über die ausgedehnte Uferzone. Nur gelegentlich kommt es zum Androhen oder intensiverem Abwehrverhalten gegen in das Revier eingedrungene Vögel. *Cinclus* hat gegenüber diesen Arten eine größere ökologische Potenz, weil die Wasserramseln sowohl am Ufer als auch in der Luft und im Wasser jagen können. Je nach den lokalen und jahreszeitlichen Bedingungen vermag *Cinclus* von einem Bereich seines Monotops zu einem anderen auszuweichen. Selbst im Winter, wenn das Ufer keine Nahrung mehr bietet und eine Eisdecke die Gewässer bedeckt, verlassen die Wasserramseln, solange noch Zugang zum Gewässergrund besteht, das Fließgewässer nicht, weil das Benthos genug Nahrung bietet. Die Feinde, Konsumenten höherer Stufe, können den Altvögeln nur selten gefährlich werden, um so mehr aber den Nestlingen. Trotzdem sind die Verluste, die die Population in manchen Jahren durch biotische Umweltfaktoren erleiden muß, gering, wenn man sie mit den Schäden durch abiotische Einflüsse, insbesondere das Hochwasser, vergleicht.

d) Ökologische Nische

Der Begriff der „ökologischen Nische“ gehört im Unterschied zum Monotop-System einer anderen Betrachtungsweise an. Nach Odum (1963) versteht man darunter die Rolle, die der Organismus im Ökosystem spielt. Habitat und Monotop sind sozusagen die „Adresse“ und die Nische der „Beruf“. Nach Mauersberger (1970) sollte dieser Begriff, wie ihn Mayr 1963 definierte, „als die Art und Weise, wie eine Spezies ihren Lebensraum nutzt“ verwendet werden.

Die ökologische Nische der Wasserramsel ist ihre spezifische Funktion im Ökosystem des Fließgewässers. Der nischenökologische Gesichtspunkt stellt die eigene Aktivität der Vögel und hier besonders die wesentlichen Lebensäußerungen in den Vordergrund, z. B. die Art der Nahrung, die Nahrungssuche (Abb. 11), den Nahrungserwerb, die Jagdgebiete und Jagdzeiten. Ähnlich bedeutungsvolle Beziehungen bestehen zwischen dem aktiven Vogel und seiner Umwelt im Funktionskreis der Fortpflanzung oder gegenüber seinen Feinden.

Die Anpassung der Wasserramsel entspricht nicht nur den räumlichen Bedingungen ihres Monotop-Monozön-Systems, sondern auch dessen zeit-

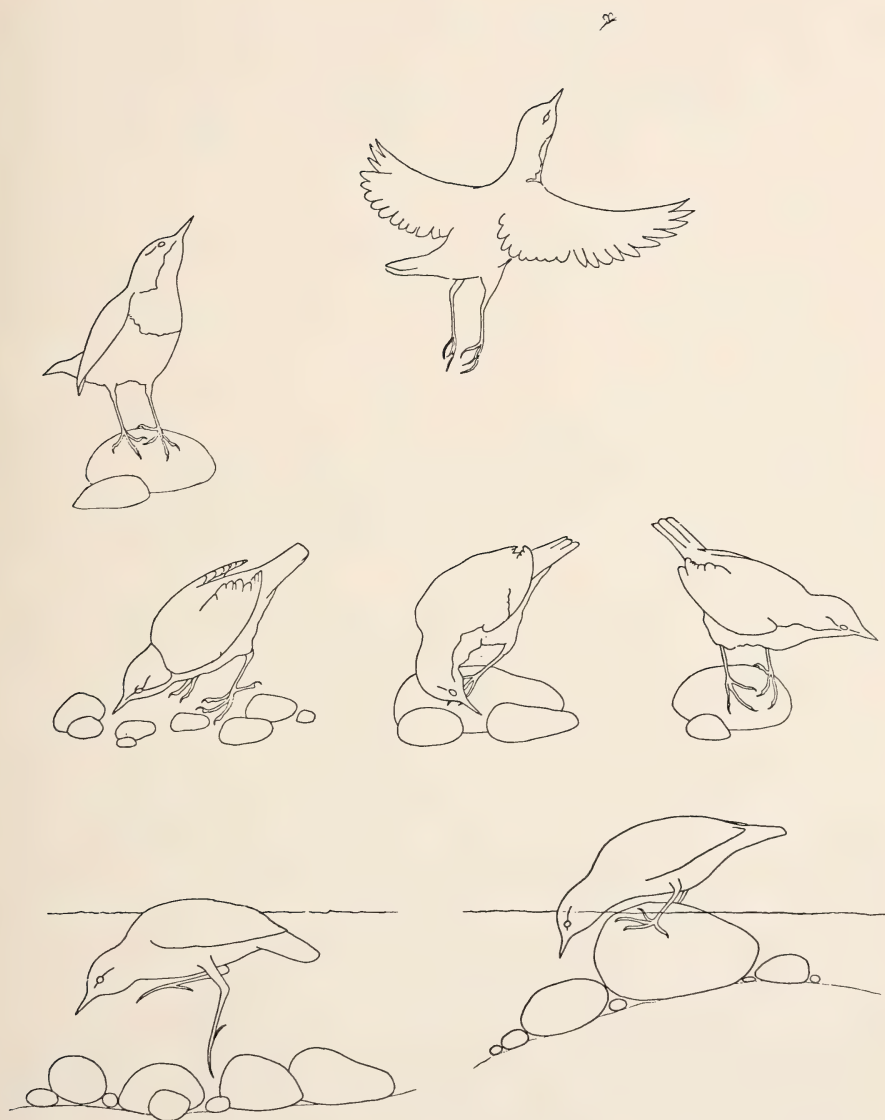


Abb. 11: Die „ökologische Nische“ der Wasseramsel, aufgezeigt an der Nahrungssuche der Vögel: die Jagd nach fliegenden Insekten (oben), nach Beutetieren am Ufer (mitten) und im Wasser (unten). Gezeichnet nach Fotos und Filmaufnahmen.

lichen Änderungen. Die Dynamik im Ökosystem des Fließgewässers findet ihren Ausdruck in den Aktivitätsrhythmen der Fließwasserorganismen wie den Flugzeiten der Wasserinsekten (Illies 1971) und der organismischen Drift (K. Müller 1954). So sind entsprechende Verschiebungen der Nische der Wasserramsel zu erwarten. Dem sich ändernden Nahrungsangebot passen sich die Wasserramseln im Jahresrhythmus an. Jeder Einzelvogel durchläuft im Laufe des Jahres Phasen unterschiedlicher Aktivität gegenüber seiner Umwelt. So bestehen deutliche Unterschiede zwischen Brutzeit und Mauserzeit. Im allgemeinen halten sich wandernde Wasserramseln (meist Jungvögel) an strömungsreichen Gewässerstrecken zur Nahrungssuche auf (stenotopes Verhalten), wie es als typisch für die Art bezeichnet wurde. Doch können sie auch stehende Gewässer, Kanäle, Gräben, schmale Rinnale, Flüsse und Ströme, sogar Meeresküsten aufsuchen (heterotopes Verhalten).

e) Ökologische Vikarianz

Bekannt ist die Revierverteidigung der Wasserramseln zur Brutzeit gegenüber Artgenossen (intraspezifische Konkurrenz). Von besonderem Interesse für die Autökologie ist die Konkurrenz zwischen *Cinclus cinclus* und einer verwandten Art, wie sie in Asien beobachtet werden kann (interspezifische Konkurrenz).

Schäfer (1938) stellte in Tibet fest, daß sich *Cinclus cinclus przewalski* und *Cinclus pallasii souliei* (die Braune Wasserramsel) sowohl ökologisch als auch biologisch deutlich voneinander unterscheiden. *Cinclus cinclus* kann als Charaktervogel für alle eisigen Bäche der hochalpinen Zone von 4 000 m an aufwärts und auch oberhalb der Baumgrenze bis 5 300 m bezeichnet werden. In allen tiefer gelegenen Bergflüssen kommt er seltener und mit *C. pallasii* zusammen vor. *C. cinclus* ist viel ubiquitärer, d. h. seine ökologische Valenz ist größer als die der verwandten Art. *Cinclus pallasii* nennt Schäfer die Flußwasserramsel, weil sie an breiten Flüssen mit tiefem Wasser in warmer subtropischer Umgebung auftritt. Sie soll auch mehr waten und weniger tauchen als *C. cinclus*. Die Braune Wasserramsel ist in Tibet ein subtropischer Eindringling. Im Gegensatz zur anderen Art geht sie in den Gebirgen nicht über 3 500 m hinaus. Sie kommt in den hochalpinen Bezirken und in den paläarktischen Steppengebieten des hohen Tibet nicht mehr vor.

Nach Angaben Schäfers unterscheiden sich also beide Arten durch Verbreitung und Monotop. Auch scheint *Cinclus pallasii* eine unterschiedliche ökologische Nische einzunehmen, worauf die Angaben über verschiedene Jagdweisen im Wasser hinweisen. *Cinclus cinclus* ist offenbar mehr an lotische, *C. pallasii* mehr an lenitische Gewässer gebunden. Da das Rhithral (besonders Epi- und Metarhithral) überwiegend lotische, das Potamal (besonders Meta- und Hypopotamal) fast nur lenitische Biotope haben, ist die Verbreitung verständlich. Dort, wo beide Arten gemeinsam auftreten (vermutlich im Hyporhithral und Epipotamal), wird die Braune Wasserramsel

mehr die Ruhigwasserstrecken, die „gewöhnliche Art“ aber mehr die Wasserfälle und Schnellen besiedeln.

Beide Art befinden sich in ökologischer Vikarianz. Diese Erscheinung, daß verwandte Formen einander im Laufe des Fließgewässers im Vorkommen ablösen, zeigen viele Benthosbesiedler (besonders Insektenlarven) so deutlich, daß darauf die biozönotische Gliederung der Fließgewässer gründet (Illies 1961 a, b).

F. ERNÄHRUNGSÖKOLOGIE

I. Einführung

Die Ernährung einer Vogelart ist ein vielschichtiger Fragenkomplex. Wegen des Umfanges der vorgesehenen Arbeiten und der Problematik quantitativer Analysen im Fließgewässer habe ich mich auf die Untersuchung der systematischen Zugehörigkeit der Beutetiere und deren Anteile in der Nahrung der Wasserramsel beschränkt. Dabei wurde auf die Verschiedenheit der aufeinanderfolgenden Rheobiozönosen im Gewässer und die Änderung der Nahrungstier-Bestände im Laufe des Jahres besonders geachtet, um Korrelationen festzustellen.

Schon Christoph Ludwig Brehm (1822) und zuletzt H. Kramer (1968 b) forderten eine erste übersichtliche Zusammenstellung der Nahrungstiere der Wasserramsel in einer grundlegenden Analyse.

II. Spezieller Teil

1. Beobachtung der Wasserramsel mit Beute im Lebensraum

Wasserramseln können gegenüber Menschen, wie z. B. an Mühlen, in Dörfern und Städten recht zutraulich werden. Draußen am freien Gewässer aber sind sie gewöhnlich sehr scheu. Dem Ornithologen ist es deshalb nur selten möglich, die Wasserramseln bei der Suche, Erbeutung und Zubereitung der Nahrung zu beobachten. Selbst mit einem guten Fernglas konnte ich die Beutetiere im Schnabel der Vögel nicht bestimmen. Es war eher möglich, aus der Jagdweise und dem Verhalten bei der Nahrungszubereitung auf die Art der Beutetiere zu schließen. Als eine bessere Methode erwies sich das Ansitzen im Tarnzelt nahe am Nest. Meist kamen die Vögel erst zu einer bestimmten Stelle (einem herausragenden Stein) unter dem Nistplatz, bevor sie das Nest zur Fütterung anflogen. Befand sich das Tarnzelt nahe an dieser Stelle, so konnte ich die Altvögel aus 1—3 m Entfernung sehen, fotografieren und filmen (Abb. 12 und 13).

Vom Tarnzelt konnte ich zwar recht gut erkennen, wie die Vögel nach der Fütterung in Nestnähe weiteres Futter suchten. Meistens brachten die Alt-

vögel aber Beute aus entfernteren Abschnitten ihres Reviers heran. Eine sichere Identifizierung der Beutetiere war aber auch durch Beobachtung mit dem Fernglas vom Tarnzelt aus nicht möglich. Auch die Fotos reichten, wie die Abbildungen 12 und 13 (trotz Vergrößerung) zeigen, nicht aus, um die Tierchen befriedigend bestimmen zu können. Ebenso bestätigte die Auswertung zahlreicher Fotos aus der Literatur diesen Befund.

Hoffmann (1955) gibt allerdings an, daß er vom Schirm aus beobachtete, wie die Wasserramseln einen Schwarm Eintagsfliegen gezehtet und wie sie Gnitzen (Ceratopogonidae) aufgelesen haben. Er hat sicher nicht die winzigen, nur 2 mm großen Imagines der Gnitzen mit dem Fernglas genau bestimmen können, sondern wohl nachher auf den betreffenden Steinen noch andere dieser Tierchen vorgefunden.

Waren die Nestlinge noch klein, so brachten die Wasserramseln viele und sehr kleine Tiere im Schnabel. Bei älteren Nestlingen wurden dicke Trichopterenlarven und andere größere Beutetiere herangebracht, die dann schon eher, aber auch nur unsicher nach ihrer systematischen Zugehörigkeit erkannt werden konnten. Auch brachte ein Vogel einmal ein Fischchen quer im Schnabel. Kiepenheuer (1962) konnte ebenfalls nur ungenaue Angaben über die systematische Zugehörigkeit der verfütterten Nahrungstiere ma-



Abb. 12: Futtertragende Wasserramsel mit zwei fetten *Tipula*-Larven (nicht genau zu erkennen), einer Ephemeropteren-Imago und kleineren Beutetieren.



1



4



2



5



3



6

Abb. 13: In Nestnähe fotografierte futtertragende Wasseramseln.

Von den zahlreichen Beutetieren, die den Nestlingen gebracht wurden, konnten mit Hilfe der Fotos nur einzelne — und diese nur ungenau — bestimmt werden:

1 = Verschiedene Beutetiere. Das vorderste Tier ist eine Ephemeroptera-Subimago (drübe Flügel).

2 = Drei Trichoptera-Larven aus Röhrenköchern. Weitere Bestimmung unmöglich.

3 = Zahlreiche unbestimmte kleine Beutetiere, das vorderste vielleicht eine Skorpionfliege (*Panorpa spec.*).

4 = Große Subimago von *Ephemera spec.*

5 = Zwei Larven von *Rhyacophila spec.* (Nachschieber zu erkennen).

6 = Sehr viele und verschiedene Beutetiere, darunter eine *Ephemera spec.* — Subimago.

chen, obwohl er aus 3 m Entfernung vom Nest und mit dem Fernglas beobachtete. Selbst Fischchen waren nicht in allen Fällen genau zu erkennen. Durch Beobachtung am Gewässer ist eine objektive Feststellung des Fischfanges nur selten, eine Beurteilung des Umfanges des Fischanteils in der Wasseramselnahrung überhaupt nicht möglich.

Die Beobachtung vom Tarnzelt aus ergab, daß die Wasseramseln auch viele Landtiere erbeuteten. Insbesondere verzehrten sie sehr viele für das menschliche Auge unauffällige und zarte Tiere wie Fliegen, Spinnen, Imagines von Wasserinsekten u. a. Die beobachteten Wasseramseln pickten häufig vom Boden, von Steinen und Pflanzen des Ufers die kleinen Organismen. Daraus muß man auf einen hohen Anteil dieser Tierarten an der Gesamtnahrung schließen.

So kann die Feldbeobachtung zwar wertvolle Hinweise zur Frage nach der Art der Nahrung liefern, sie reicht aber nicht zur Aufstellung einer vollständigen Nahrungsliste der Wasseramsel aus.

2. Sammlung von Nahrungsresten

Eine einfache Methode, die Nahrung einer Vogelart zu erkunden, ist das Sammeln von Nahrungsresten. Bei den Exkursionen an die Gewässer des Untersuchungsgebietes habe ich stets nach solchen gesucht. Da aber auch andere Vogelarten und Kleinsäuger zur Biozönose der Fließgewässer gehören und von ähnlicher Beute wie die Wasseramsel leben, ist man gezwungen, stets darauf zu achten, daß es sich bei den vorgefundenen Überresten auch wirklich um solche der Wasseramselmahlzeiten handelt. Hatte ich den Vogel bei Behandlung und Verzehren der Beute beobachtet und die zurückgelassenen Teile schließlich gesammelt, so bestand kein Zweifel über die Zugehörigkeit der Nahrungsreste. Einige Male habe ich versucht, Wasseramseln bei der Nahrungszubereitung und beim Verzehren der Beute zu überraschen und ihnen die Beute abzujagen, doch nur in 1—2 Fällen ließen sie die Beute oder Reste (Gehäuse der Trichopteren) zurück. Zweimal gelang es Richter (1955), einem Vogel die eben gefangene Beute (*Cottus gobio*) durch rasches Zuspriegen abzujagen.

Gewöhnlich fand ich Nahrungsreste am Ufer oder auf aus dem Wasser herausragenden Steinen und suchte festzustellen, welches Tier diese Teile zurückgelassen hat. Nur beim Fund der meist auf Steinen liegenden Trichopterenköcher konnte ich mit Sicherheit sagen, daß es sich um Nahrungsreste von *Cinclus* handeln mußte, weil ich mehrfach am Gewässer und an Käfigvögeln Erbeutung und Behandlung dieser Köcher beobachtet hatte (Jost 1972). Keine Tierart der Fließgewässer außer der Wasseramsel kann diese Gehäuse mit Larven auf die Steine bringen, die Larven ausschleudern, verzehren und die leeren Köcher unversehrt liegen lassen. Auch die Wasserspitzmaus (*Neomys fodiens*) erbeutet die Köcher, behandelt sie aber wahrscheinlich anders. „Sie zerbeißt das Vorderende des Köchers, um

an das Räupchen gelangen zu können. Wenn man also Hülsen ohne Vorder-
rand findet, dann ist der Täter in der Regel dieser kleine Insektenfresser“
(Klaas, briefl. 1967).

Andere Nahrungsreste, wie zum Beispiel Flügel von *Tipula* und Libellen, Flügel-
teile und leere Schneckengehäuse konnten nicht mit Sicherheit als Überreste von
Cinclus-Mahlzeiten erkannt werden und wurden deshalb nicht gesammelt. Am
31. 7. 1965 konnte ich auf Basaltblöcken am Ufer im Oberlauf der Hochwasser
führenden Schwarza (östlicher Vogelsberg) Panzerreste von *Astacus fluviatilis*
finden. Es handelte sich um mindestens 5 mittelgroße Tiere. Ein fast ganz erhaltener
hohler Cephalothorax wies 2 Öffnungen und ein feines Loch auf, die wahrschein-
lich durch einen kleineren Vogel (etwa drosselgroß) mit dem Schnabel geschlagen
worden waren. Da sich in diesem Bachabschnitt gerade ein kräftiges Wasseramsel-
männchen aufhielt, lag die Vermutung nahe, *Cinclus* für den Fang, die Zerlegung
und das Ausfressen der Weichteile der Flußkrebse verantwortlich zu machen. Auch
der hohe Wasserstand kann als Hinweis für dieses mögliche außergewöhnliche
Beuteverhalten von *Cinclus* gelten, da Wasseramseln bei Hochwasser wenig Nah-
rung haben und Flußkrebse aus ihren Verstecken kommen.

Die von 1965 bis 1969 gesammelten 750 Nahrungsreste waren sonst aus-
schließlich leere Gehäuse der Trichopteren, die fast alle unversehrt waren
und aus allen Gewässerabschnitten des Untersuchungsgebietes stammten.
Ein großer Teil der Larven und alle Puppen dieser Insektenordnung bauen
um ihren Körper Gehäuse. Ähnlich wie die Speiballen fand ich die zurück-
gelassenen Gehäuse oft nahe bei Kotklecksen. Auch wurden abgelegte
Gehäuse durch Witterungseinflüsse weggeschwemmt und abgeweht. In
Trockenzeiten blieben sie aber lange Zeit liegen. (z. B. Ulster, Sommer
1964). Die Bestimmung der gesammelten Gehäuse war schwierig. Lediglich
nach den Gehäusen allein kann man gewöhnlich nur auf die Zugehörigkeit
zu einer Familie, bestenfalls auf eine bestimmte Gattung schließen (W. Satt-
ler, mdl. 1966). Je nach Gewässer, Baumaterial, Art, Alter und Jahreszeit
variieren die Köcher mancher Familien erheblich. Die Gehäuse werden
auch immer weitergebaut, manchmal mit anderem Material (z. B. *Steno-
phylax*) und vergrößert. „Hinsichtlich der Wahl des Materials zum Köcher-
bau zeigen die Limnophilidae die größte Variationsbreite, während zum
Beispiel die Sericostomatidae sich viel mehr an ein bestimmtes Material
halten“ (Wesenberg-Lund, 1943). Das Verhalten der Trichopterenlarven
wurde vor allem durch Wasserstandsänderungen beeinflusst. War der
Wasserspiegel infolge Trockenheit im Sommer gesunken, so krochen die
sonst versteckt lebenden und wenig regsamen Larven mit ihren Gehäu-
sen umher und konnten leicht von den Wasseramseln erbeutet werden.

Übersicht: Die von der Wasseramsel zurückgelassenen
und von mir gesammelten Trichopterenge-
häuse

Rhyacophilidae

Rhyacophila spec.:

Nur zwei Reste von Puppenköchern gefunden (Döllbach).
Die grobsteinigen, relativ großen und flachen Gehäuse
befinden sich auf der Steinunterseite fest angeheftet, oft

- viele dicht nebeneinander. *Cinclus* kann sie wohl gewöhnlich nicht ablösen oder öffnen.
- Agapetus spec.:* Einzelne leere Köcher gesammelt in Gebirgsbächen (Eisgraben, Lauter). Die Wasseramsel vermag wahrscheinlich die etwa 1 cm großen transportablen Larvengehäuse zu erbeuten.
- Limnophilidae* Die Mehrzahl der von mir gesammelten Köcher aus Wasseramselmahlzeiten gehörten Larven aus dieser artenreichsten Trichopterenfamilie. Es sind eruciforme Larven mit auffälligen röhrenförmigen transportablen Köchern.
- Limnophilus*-Gruppe,
bes. Anabolia spec.: Diese Köcher, die durch angeheftete Pflanzenteile aufhielten, in den Revieren der breiteren Gewässer (lenitische Abschnitte), besonders an Döllbach, Lüder und Fulda gefunden. Am Ufer der Lüder entdeckte ich am 9. 6. 1966 unterhalb Bimbach allein 70 solche Röhrenköcher auf einem Sandstein, der sich vielleicht zum Aufschlagen der Köcher („Schlagstein“) gut eignete und von einer oder mehreren Wasseramseln häufig aufgesucht worden ist.
- Stenophylax*-Gruppe,
bes. Stenophylax spec.,
Drusus spec.: Entsprechend dem Vorkommen dieser rheobionten Trichopterenlarven fand ich auch ihre aus Steinchen gebauten Köcher an den schneller fließenden Gebirgsbächen (lotische Bezirke) des Untersuchungsgebietes, z.B. viele nach dem niederschlagsarmen Sommer auf Steinen in der Ulster (1964).
- Sericostomatidae*
Goerinae, Silo spec.: Die Larven dieser Gattung fügen größere Steine lateral an die Köcher, um sie abzuflachen. In allen Monaten konnte ich einzelne dieser kleinen Köcher in verschiedenen Gewässern sammeln.
- Sericostomatinae,*
Sericostoma spec.: Die etwas gebogenen und aus feinen Sandkörnern bestehenden Röhrenköcher fand ich verschiedentlich am Ufer schnell fließender Gewässer.

Die Liste gibt nur einen ganz bestimmten Teil der Beutetiere von *Cinclus* an: die Larven (und Puppen) der eruciformen Trichopteren, die Gehäuse bauen. Ob auch campodeoide Trichopterenformen, deren Larven keine Gehäuse bauen, verzehrt werden und in welchem Verhältnis zu jenen, muß mit anderen Methoden festgestellt werden.

Unter den hier aufgezeichneten Beutetieren nehmen die *Limnophilus*-Gruppe und die *Stenophylax*-Gruppe die erste Stelle ein. Nach der großen Zahl der gefundenen Köcher dieser Tiere zu urteilen, müssen sie einen bedeutenden Teil der Nahrung von *Cinclus* ausmachen.

3. Sammlung und Untersuchung der Speiballen

a) Allgemeines

Uttendörfer (1943) hat das Aufsammeln der Speiballen an den Wartepunkten des Grauschnäppers (*Muscicapa striata*) und der Rotschwänze (*Phoenicurus spec.*) bald wieder aufgegeben, weil die Reste der Beutetiere in den Bällchen so klein waren, „daß nur ein erstklassiger Kenner einiges daraus bestimmen könnte“.

Folgende Umstände erschweren die Untersuchung der Speiballen der Singvögel:

Die Beutetierreste sind zerteilt in kleinste Fragmente. Die Bestimmung ist oftmals selbst Spezialisten nicht möglich.

Die Ballen enthalten nur die Hartteile der Beutetiere und je nach Art verschieden viele Anteile. Oft fehlen für die Bestimmung wichtige Körperteile.

Zur Untersuchung werden viele Speiballen benötigt. Die Ausbeute beim Sammeln an den Nahrungsplätzen der Singvögel ist in der Regel (im Gegensatz zu Eulen) sehr gering.

Der Speiballen-Untersuchung bei *Cinclus* stehen noch besondere Schwierigkeiten entgegen, die durch die speziellen Gegebenheiten der Fließgewässer bedingt sind.

Schon A. und K. Müller (1883) hatten am Gewässer das Auswerfen von „Gewöll“ beobachtet. Studer und Fatio (1889) geben an, daß Untersuchungen zahlreicher Speiballen ausgeführt wurden. Stirnemann (1957) sammelte als erster in größerer Zahl diese Ballen und veranlaßte eingehendere Untersuchungen der Beutetierreste. Seiner Analyse lagen 182 Speiballen zugrunde.

Die hier vorgelegte Untersuchung erfaßt 458 Speiballen, die ich im Untersuchungsgebiet sammelte und in der Limnologischen Flußstation in Schlitz untersuchte. Außerdem habe ich die diesbezüglichen Literaturangaben ausgewertet, so daß alle bisherigen Ergebnisse der Speiballenanalyse bei *Cinclus* erfaßt wurden.

b) Das Sammeln der Speiballen

Bei allen Aufenthalten am Fließgewässer habe ich auf die Speiballen geachtet, aber zusätzlich wöchentlich eine spezielle Exkursion mit konzentrierter Suche unternommen. Dabei wurden alle Bereiche der Ufer und alle aus dem Wasser ragenden Steine, Felsen, umliegende Baumstämme und angeschwemmte Büchsen, Bretter, Reifen und anderes Material in Augenschein genommen. Dies erfolgte vom erhöhten Ufer aus (bei hohem Wasserstand) oder durch Abschreiten des Gewässers flußaufwärts mit hohen Stiefeln. Der gefundene Ballen wurde zusammen mit etwas Moos (zur Federung zwecks Erhaltung der Form) in ein Glasröhrchen gebracht. Viele Ballen habe ich sofort im PKW gewogen. Manche lagen weithin sichtbar auf Steinblöcken oder Mauern. Die meisten aber waren schwer zu finden. Viele befanden sich zwischen Steinen, auf Moos oder auf Sand. Ein dunkler

Ballen auf einem hellen Eimer im Bach fällt schon aus einer Entfernung von wenigen Metern auf. Hellere Speiballen dagegen auf rauhem, mit Eiskristallen und einigen Schneeflocken besetztem Boden kann man nur durch langsames intensives Absuchen der Ufer finden.

Verwechslungen mit ähnlich geformten Steinchen, pflanzlichen Teilen oder Kot kamen häufig vor. Sehr ähnlich sahen die kleinen verholzten Zäpfchen der Erlen (*Alnus glutinosa*) aus, besonders wenn sie feucht und zusammengezogen waren. Der Kot von Ratten und anderen Kleinsäugetern, der oft auf Steinen lag, hat manchmal zu Täuschungen geführt. Die Bestandteile dieser Kotballen waren aber feiner, und der Inhalt breiiger, was man beim Zerdrücken leicht feststellen konnte. Das Sammeln der Speiballen erfolgte von Januar 1965 bis Dezember 1969. Insgesamt konnte ich 458 Ballen finden (Tab. 6).

Zeitraum	nach Monaten	insgesamt
1. Dezember—Mitte März	18 + 209 + 10 + 58	295 SB
2. Mitte März—Mai	0 + 16 + 6	22 SB
3. Juni—August	24 + 38 + 44	106 SB
4. September—November	2 + 24 + 9	35 SB
Von Januar 1965 bis Dezember 1969 zusammen =		458 SB

Tabelle 6: Sammelergebnis bei der Suche nach Speiballen (SB)

Zu allen Jahreszeiten wurde mit gleicher Intensität gesammelt. Die Möglichkeiten zum Sammeln waren jedoch bei jeder Exkursion andere. Ungünstig waren Regen und hoher Wasserstand sowohl für das Suchen als auch für die Erhaltung der Ballen. Für den Sammelerfolg war nicht nur das Wetter des Exkursionstages, sondern auch die Witterung der vorausgegangenen Tage wichtig. Nach niederschlagsreichen und windigen Tagen konnte ich nur selten Ballen finden.

Im Winter (Dezember—Mitte März) wirken Frost und Schneefall festhaltend und konservierend auf die Speiballen. Diese sind feucht, wenn sie vom Vogel ausgestoßen werden, haften schnell auf dem kalten Boden, Schnee oder Eis und frieren fest. Besonders viele Ballen konnte ich in den Winterrevieren des Aschenbaches (Nebenbach der Nüst) sammeln. Am 2. 1. 1958 fand ich hier zum Beispiel bei sonnigem Wetter am Ufersaum und angrenzenden Schnee 35, zum Teil am Untergrund angefroren (höchstes Sammelergebnis eines Tages). Da die Speiballen von Neuschnee bedeckt, aber durch Sonneneinstrahlung freigelegt werden, hat ein Absuchen der Ufer während des Schneefalles keinen Erfolg. Erst bei sonnigem trockenkaltem Wetter war mit Erfolg zu rechnen. Die Ballen lagen auffällig im hellen Schnee. Sie waren deshalb auch leichter zu finden als zu anderen Jahreszeiten. Ebenso berichtet Bryan (1964): „Because of the snow, a number of these were visible on a shingle islet in the river and were duly collected“.

Wärmeperioden wirkten sich sehr nachteilig aus, weil Feuchtigkeit und Regen die Ballen aufweichten und wegschwemmten. Der höhere Wasserstand spülte diese

weichen Gebilde von ihrer Unterlage in das strömende Wasser ab (winterliche Hochwasserlagen, Februarmaximum der Abflußhöhe, Tab. 1).

Im Sommer (Juni—August) herrschten andere Bedingungen für die Suche nach Ballen. Durch den niedrigen Wasserstand (Minimum der Abflußhöhe) konnte ich auch ohne hohe Stiefel alle Bereiche der Fließgewässer erreichen. Die weithin freiliegenden ufernahen Abschnitte des Flußbettes boten aber so viele Ablagestellen für Ballen, daß die Suche zu einer anstrengenden Arbeit wurde. Ballen in diesen weiten Schotterflächen und auf den zahlreichen Steinblöcken zu finden, war schwierig. Während der Hitzeperioden trockneten die Ballen, die auf Steinblöcken lagen, infolge der starken Verdunstung aus, zerfielen und wurden weggeweht. Durch hohe Luftfeuchtigkeit (Maximum der Niederschläge im Juli—August) und Wärme (Temperaturmaximum im Juli) weichten die feinen Gebilde auf. Heftige Gewitterregen spülten sie in die Strömung. Wind wehte die trockenen und zerfallenden Ballen ins Wasser. Durch die Fütterung der flüggen dem Nest gerade entflohenen Jungvögel konnten zeitweilig bessere Sammelergebnisse vorliegen. So fand ich am 8. 7. 1967 im Döllbach auf Steinblöcken 16 Ballen, die von den sich hier noch im Familienverband aufhaltenden flüggen Wasseramseln abgelegt worden waren.

Im Frühjahr (Mitte März—Mai) waren Ballenfunde relativ selten. Lag es an der Brutzeit (Brüten und Fütterung der Nestlinge)? Außerdem waren die Vögel in dieser Zeit paarweise im Untersuchungsgebiet weit verteilt. Im Winter dagegen sammelten sie sich mancherorts an nährtierreichen Strecken und legten die Speiballen oft an denselben Stellen ab.

Auch im Herbst (September—November) war die Ausbeute gering. Viele Jungvögel waren aus den Heimatrevieren abgewandert, und das Fehlen dieser Vögel wirkte sich wie auch der höhere Wasserstand auf das Sammelergebnis aus. Von Einfluß waren sicher die im Herbst wie im Frühjahr lang anhaltenden Schlechtwetterperioden und das dadurch behinderte Absuchen der Gewässer.

Zusammenfassend kann festgestellt werden:

Substrat, Witterung und Wasserstand (Abflußhöhe) beeinflussen erheblich das Sammeln der Speiballen. Der so auffällige Unterschied im Sammelergebnis zwischen Winterperiode einerseits und Frühjahrs-, Sommer- und Herbstperiode andererseits kann aber letztlich durch diese Faktoren nicht völlig erklärt werden. Ob die Art der Nahrung, die wahrscheinlich ebenfalls im Laufe des Jahres Änderungen aufweist, Einfluß auf Speiballenbildung, die Zusammensetzung und Haltbarkeit der Ballen hat, müssen die weiteren Untersuchungen nachweisen.

Pastuchow (1961) schreibt, daß er die an der Angara überwinternden Wasseramseln „an einigen besonders kalten Tagen des Januar und Februar — mehr als einmal“ beim Ausspeien von Ballen beobachtete. Entweder bildeten die Vögel an sehr kalten Tagen mehr Speiballen (infolge erhöhter Nahrungsaufnahme?) oder sie gaben an anderen Tagen gleich viele ab, wurden nur nicht bei der Abgabe der Ballen gesehen. An sehr kalten Tagen standen die Wasseramseln meistens an windgeschützten Stellen und konnten gut beobachtet werden.

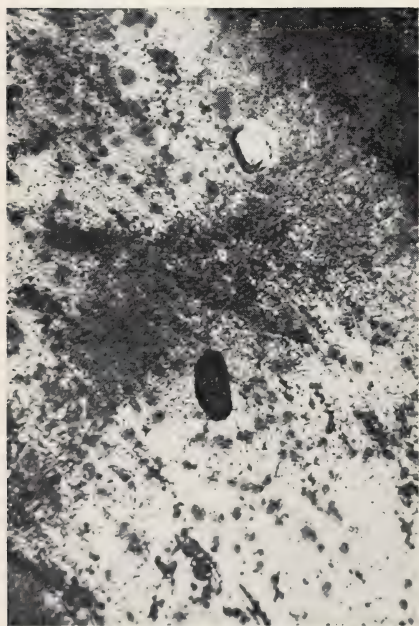


Abb. 14: Verschiedene Speiballen und ihre Fundstellen.

Oben links = dunkler Ballen auf einem verrosteten Eimer, der aus dem Wasser ragt.

Oben rechts = heller Ballen zwischen Eiskristallen auf dem Uferboden.

Unten links = dunkler Ballen in einem Steinspalt, Kotklecks links am Stein.

Unten rechts = zwischen Geröllsteinen am Ufer liegender heller Ballen, Kotklecks in der Nähe rechts.

c) Die Fundstellen

Die meisten Speiballen wurden auf Steinen und Steinblöcken, die am Ufer lagen oder aus dem Wasser herausragten, gefunden (Abb. 14). Durch das Absuchen der Schotterflächen und Sandufer erhielt ich nicht so viele, doch ist der Prozentsatz der nicht entdeckten Ballen hier sicher höher als bei den Steinblöcken und Mauern (Tab. 7).

Tabelle 7: Fundstellen der Speiballen

1. Am Ufer:	Im Gras des Uferüberhanges	5 %
2. Am Ufer:	Ansteigende Uferwand, angeheftet	1 %
3. Am Ufer:	Auf alten Blättern liegend	2 %
4. Am Ufer:	Auf ebenem Sandufer liegend	5 %
5. Am Ufer:	Auf Kies- und Schotterbänken	15 %
6. Am Ufer:	Auf Steinblöcken und Mauern	40 %
7. Über dem Wasser:	Auf herausragenden Steinblöcken	30 %
8. Über dem Wasser:	Auf liegenden Baumstämmen	2 %
		<hr/> 100 %

Die meisten Ballen lagen im Abstand von 10—20 cm von der Wasserlinie am Ufer, viele auch direkt am Wasserrand oder auf Steinen und Mauern unmittelbar über strömendem Wasser bis in eine Höhe von 2 Metern.

Die Entfernung der Fundstellen von den Jagdplätzen war in der Regel sehr gering. Fast immer fand ich Ballen am Rande der Stromschnellen oder auf Steinblöcken mitten im tosenden Wasser, dort, wo die Wasseramseln sich ins Wasser stürzten, mit der Beute auftauchten und sie verzehrten.

Am 22. 1. 1967 entdeckte ich am Aschenbach 15 Speiballen an der Mündung eines kleinen Seitenbaches. Alle lagen auf Steinen oder auf dem Grasufer nahe dem zufließenden Wasser, wo die Vögel ihre Nahrungstiere gefangen hatten.

Auf bestimmten Steinen oder Uferstellen konnten regelmäßig Ballen gesammelt werden. Die Wasseramseln haben demnach bevorzugte Standorte, die sie zur Ballenbildung häufig aufsuchen. Von diesen Plätzen können die Vögel die Umgebung überschauen und einen herankommenden Menschen oder Feind (z. B. Sperber) frühzeitig ausmachen und entfliehen. Auch Stirnemann (1957) berichtet, daß er auf bestimmten Steinen viele „Gewölle“ (von Oktober bis Januar 1935/36 insgesamt 85) sammeln konnte.

Etwa 60 % der Ballen lagen in der Nähe von Wasseramselkot (Abb. 14). Die durchschnittliche Entfernung zwischen Ballen und Kotklecks betrug etwa 6—8 cm. Wahrscheinlich entledigt sich der Vogel häufig nach der Ballenabgabe seiner Exkremente. Oftmals lagen die Speiballen zwischen Kot und Wasserlinie. Daraus kann man schließen, daß die Wasseramseln gerne, wenn sie Ballen bilden und ausspeien, mit dem Kopf zum Wasser hin stehen,

Im Winter findet man breite Eisplatten, die durch Absinken des Wasserstandes vom Ufer aus hoch über den Wasserspiegel hinausragen. Am Rande dieser Eisplatten fand ich mehrfach Speiballen, die, wegen ihrer tiefschwarzen Färbung auf dem hellen Eis liegend, leicht zu finden waren.

Schleudert die Wasseramsel die Speiballen nach dem Auswürgen weg oder legt sie diese vorsichtig auf die Unterlage ab?

Fast alle Ballen wurden völlig unversehrt und in der Form gut erhalten vorgefunden, wie sie die Mundhöhle verlassen haben müssen. Nur solche, die schon einige Tage gelegen hatten und durch Regen und Feuchtigkeit an den Untergrund gedrückt waren, hatten nicht mehr die charakteristische Form. Die gesammelten Ballen waren nur wenige Stunden, höchstens einige Tage alt, als ich sie fand. Wegen ihres unbeeinträchtigten Zustandes muß wohl angenommen werden, daß sie die Vögel relativ vorsichtig abgelegt hatten.

Ich stellte auch verschiedentlich fest, daß an abfallenden Flächen großer Steine der Kot oben lag und der SB unterhalb davon nahe der Wasserlinie. Also muß sich der Vogel beim Ausspeien heruntergebeugt haben, sonst hätte der Ballen Druckstellen aufweisen müssen. Die Ballen der Käfigvögel lagen gewöhnlich auf dem Boden der Voliere. Nur wenige Male befand sich ein Ballen auf einem Basaltsteinblock in einer schmalen seitlichen Rille. Diese Ballen muß der Vogel, als er auf dem Steinblock stand, beim Herunterbeugen abgelegt haben.

Außerdem scheint dieses Ablegen vieler Ballen gezielt zu erfolgen. Etwa 30 % der SB wurden in Nischen, Höhlungen und Rillen der Steinoberfläche, einige in dem Moosbewuchs auf den Steinen oder im Gras der Uferüberhänge gefunden. Es ist denkbar, daß durch den Wind ausgetrocknete Ballen in solche Vertiefungen hineinrollen können. Aber manche Speiballen müssen von den Vögeln gezielt in diese Unebenheiten gelegt worden sein. Besonders die in Spalten, zwischen zwei Steinchen eingeklemmten, zwischen Stengeln und Wurzeln steckenden oder zwischen Stengel und Steinfläche eingekeilten Ballen weisen darauf hin, daß die Wasseramsel diese Stellen direkt ausgesucht hatte, vielleicht, um an diesen Stellen die feuchten Gebilde leichter loszuwerden. Wahrscheinlich entledigen sich Wasseramseln zuweilen (oder manche Vögel stets?) der Speiballen durch Abstreifen an Unebenheiten des Ufers (Abb. 14). Andererseits vermute ich, daß Wasseramseln am Gewässer ihre Ballen manchmal wegschleudern, wie ich es bei Käfigvögeln beobachtete.

d) *Die äußeren Kennzeichen der Wasseramsel-Speiballen*

Die Ballen, die ich bei einer Exkursion an demselben Bach fand, sahen sich meistens einander ähnlich. Unterschiede stellte ich dagegen zwischen Speiballen von verschiedenen Gewässern oder aus anderen Jahreszeiten fest, und zwar hinsichtlich Färbung, Form und Größe, Oberfläche, Festigkeit und Gewicht.

(1) Färbung

Zwei markante Gruppen ließen sich an Hand der verschiedenen Färbung unterscheiden: helle und dunkle Ballen. Viele dunkle waren glänzend-schwarz. Die meisten hellen Ballen hatten strohgelbliche Färbung. Zwischenformen waren seltener als die beiden gegensätzlichen Typen (Tab. 8).

Die Färbung der Speiballen ist zunächst durch die Farbe der Bestandteile bedingt. Der dunkle Typ enthielt — soweit von außen feststellbar — in hohem Anteil die pigmentreichen dunkelbraunen Trichopteren aus Röhrenköchern, deren Kopf, Thoraxteile und Gliedmaßen besonders intensiv gefärbt waren. Auch die durch Pigmente und Strukturfarben auffällig gefärbten und stark sklerotisierten Außenpanzer der Coleopteren und dunkle Steine (Basalt, bestimmte Mineralien) trugen wesentlich zur Färbung der dunklen Speiballen bei.

Tabelle 8: Färbung der Speiballen

Farbtönung (trockener Zustand)		Typ	Anzahl
dunkelbraun	intensiv schwarz-glänzend	dunkel	137
	schwarzgrau		
graubraun	grau	grau	47
bleich hellbraun	ockergelblich	hell	273
	bleich		
	strohgelblich		
	bleich hellgrau		

An den hellen Speiballen fielen die herausragenden braunen bis gelblichbleichen Gammaridenteile auf.

Am 2. 3. 1969 konnte ich am Aschenbach 24 Ballen sammeln, von denen viele durch starke Sonnenbestrahlung, Frost, Auftauen und Schnee ausgebleibt waren. Sie hatten nur noch blaß hellgelbliche Färbung und schienen fast farblos. An manchen im Januar gesammelten Ballen war die der Sonne zugekehrte Seite blaßgelblich die Unterseite dagegen noch intensiver gelb gefärbt.

Der Wassergehalt ist ebenfalls bedeutungsvoll für die Farbe. Frisch abgelegte Ballen waren feucht, klebrig und glänzend, ebenso die aufgeweichten. Sie wurden heller, wenn sie trockneten. Alle hier beschriebenen Speiballen habe ich deshalb erst getrocknet und in diesem Zustand in ihrer Färbung bestimmt.

Auch durch die Auskristallisation von Salzen bei der Trocknung wird die Färbung des Ballens beeinflusst. Bei vielen hellen Stücken im Winter konnten unter dem Mikroskop dünne Schichten von auskristallisierten Kalksalzen (Kalkkrusten) auf den Ballen festgestellt werden.

Der auffallende Gegensatz von hellen und dunklen Speiballen der Wasserramsel ist bisher nicht bekannt gewesen. Möglicherweise wurden die dunklen Ballen mit Säugerlosung verwechselt. Nur zwei Literaturstellen fand ich, die die Farbe der Ballen angeben: Stirnemann (1957) bezeichnet den von ihm am 6. 10. 1934 gesammelten Ballen „von hellbrauner Farbe“; Bryan (1964) sammelte die auf dem Schnee einer kleinen Insel im Fluß auffällig liegenden Speiballen und beschrieb deren Färbung: „varied from dark brown to light ginger in color when fresh“. Bei beiden Angaben handelt es sich um Speiballen des hellen Typs, dunkle Wasserramsel-Ballen wurden bisher noch nicht in der Literatur erwähnt.

Von besonderem Interesse ist der Vergleich der in einzelnen Jahreszeiten gefundenen Ballen im Hinblick auf ihre Färbung. Aus Abbildung 15 ist zu entnehmen, daß der helle Typ den größten Anteil an den gefundenen Ballen hat und daß die hellen Ballen nur im Herbst (20 Stück) und im Winter (252 Stück) gefunden wurden. Besonders auffallend ist die große Zahl im Winteranteil. Den dunklen Typ fand ich vorwiegend im Sommer (79 Stück), ebenso den grauen (26 Stück). Man könnte somit den hellen als den Winter- und den dunklen als den Sommertyp bezeichnen.

(2) Form und Größe

Soweit es möglich war und die Speiballen frisch abgelegt und unverändert vorgefunden wurden, habe ich eine genaue Messung der Länge, Breite und Höhe vorgenommen. Die Ballen der Abbildung 16 zeigen deut-

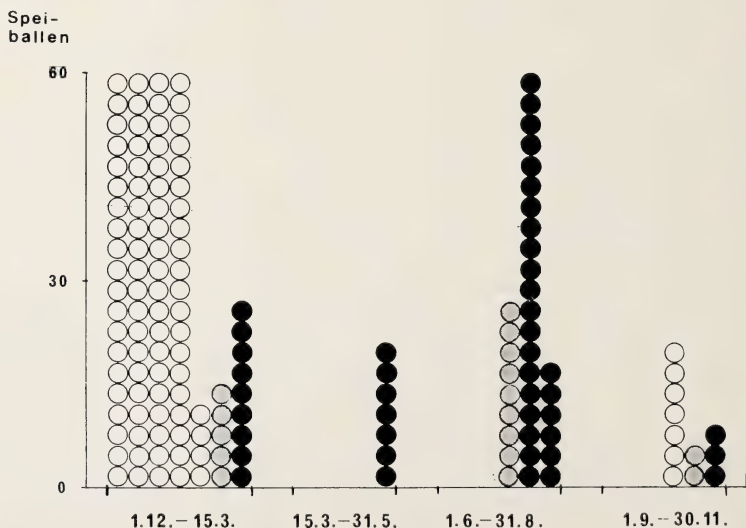


Abb. 15: Anteile der verschiedenfarbigen Speiballen (helle, graue und dunkle) an den Ergebnissen der vier Sammelperioden (1965 bis 1969). Ein Kreis bedeutet drei Speiballen.

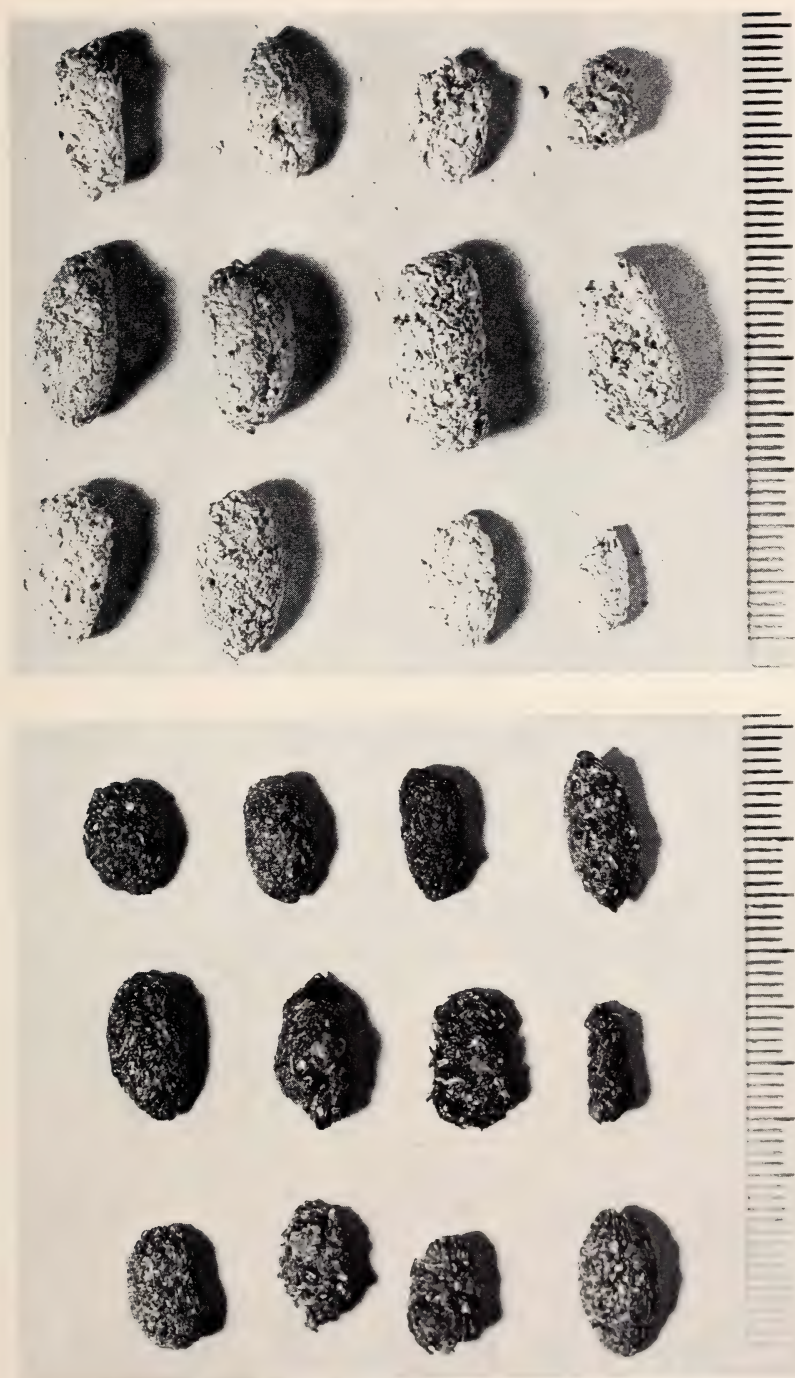


Abb. 16: Die häufigsten Formen der Speiballen vom dunklen (links) und hellen Typ (rechts). Skala in Millimetern.

lich, daß die dunklen kleiner als die hellen sind. In der Form bestehen keine so deutlichen Unterschiede. Die Spindelform (manche sind zugespitzt) findet man häufiger unter den dunklen Ballen. Der helle Typ erscheint mehr sackartig abgerundet. Die beiden einzigen Literaturangaben zur Form der Wasseramselballen lauten: „auf einer Seite zugespitzt“ (Stirnemann, 1957) und „cylindrical in shape“ (Bryan, 1964).

	heller (40 Ballen)	grauer (33 Ballen)	dunkler Typ (74 Ballen)
Länge	9—20 15,1	10—18 13,6	6—18 12,0
Breite	5—10 7,3	4—8 6,2	3—8 6,5
Höhe	3—8 5,2	3—6 4,5	3—7 4,7

Tabelle 9: Größe von 147 Speiballen (in mm). Jeweils errechnet Variationsbreite und Mittelwert.

Die Untersuchung von 147 Speiballen ergab, daß die hellen Ballen in allen drei Maßen — Länge, Breite und Höhe, besonders in der Länge — die größten Werte zeigen. Die dunklen Ballen sind die kürzesten, aber sie sind etwas breiter und höher als die grauen. Diese Meßwerte, die in der Tabelle 9 zusammengefaßt sind, widerlegen die Angabe von Creutz (1966), daß die Speiballen der Wasseramsel „im Höchstfall 15 x 6 mm“ messen. Der von Richter (1955) gefundene Ballen hatte die Maße 15 x 6 mm (Länge mal Breite). Selbst unter den von mir gesammelten relativ kleinen Ballen des dunklen Typs kommen bis 18 mm lange, unter den hellen sogar bis 20 mm lange Stücke vor. Auch das von Stirnemann (1957) vermessene Exemplar vom 6. 10. 1934 hatte eine Länge „von fast 2 cm“.

(3) Oberfläche

Die Oberfläche der Speiballen ließ darauf schließen, daß die drei Typen aus verschiedenen Bestandteilen bestehen müssen. Während die abschließende Außenschicht der dunklen Stücke in der Regel aus feinen, glänzenden, schwarzen, braunen und mehr länglichen Teilchen bestand, fand ich bei den hellen viele blattförmige Stückchen und kurze Gliedmaßenabschnitte. Aus einigen dunklen Ballen ragten Steinchen, Molluskengehäuse und Imagines heraus. Der dunkle Typ hatte eine mehr glänzende, glatte, festgefügte Oberfläche, der helle eine mehr krümelige, weniger feste Außenschicht. Diese Eigenschaften wirkten sich auch auf das Haftvermögen auf der Unterlage aus. Die dunklen Ballen ließen sich viel leichter von ihrem Substrat abheben als die hellen.

(4) Festigkeit

Die dunklen Ballen sind festgefügte Gebilde, die — ins Wasser gebracht — wenig aufquellen. Bei der Analyse mußten diese im Wasser oder Alkohol liegenden Ballen meistens mit der Pinzette und Nadel gelockert werden. Der feste Zusammenhalt der Bestandteile, die in dichter Packung ineinandergesetzt waren, ist kennzeichnend und dürfte der Zersetzung durch hohe Luftfeuchtigkeit und Regen am Gewässer für eine gewisse Zeit Widerstand leisten. Dagegen war es eigentümlich für den hellen Typ, daß er schon in trockenem Zustand bei Berührung und Einbringung in das Transportröhrchen leicht zerfiel. Deshalb dürften diese durch die Witterung zerfallenen Ballen am Gewässer bald nach der Ablage vom Wind verweht werden. Brachte ich sie ins Wasser, so zerfielen sie gewöhnlich sofort unter Aufbrausen (Gasbildung) oder ein Anstoß mit der Pinzette löste diesen Zerfallsvorgang aus. Um diesen hellen Typ handelt es sich, wenn Creutz (1966) allgemein von Wasseramselspeiballen schreibt, daß sie selten gefunden werden, „weil diese Gewölle eine sehr lockere Beschaffenheit haben, beim Trocknen leicht auseinanderfallen“. Richter (1955) zerbröckelte ein solcher Ballen, als er ihn verpacken wollte. Im Gegensatz zu den dunklen Ballen waren die Bestandteile der hellen nur locker zusammengepreßt und lösten sich sowohl in der Luft als auch besonders im Wasser bald voneinander.

Äußerlich konnte ich gewöhnlich an den dunklen Ballen kleine längliche Teilchen erkennen. Es waren verschiedenartige Beutetierreste. Die Oberfläche der hellen Ballen erschien dagegen einförmiger. Sie bestand aus fast den gleichen hellen plattenförmigen Resten einer Beutetierart sowie einigen Steinchen. Die grauen Speiballen nahmen eine Mittelstellung ein, standen oft den hellen in ihren Eigenschaften näher.

(5) Gewicht und Wassergehalt

Insgesamt wurden 56 Ballen — von jedem der beiden Haupttypen 28 Stück — in frischem Zustand noch am Fundort im Auto mit einer Präzisionswaage gewogen (Frischgewicht). Anschließend habe ich sie drei Tage bei 100° C im Trockenschrank aufbewahrt und dann erneut gewogen (Trockengewicht). So konnte der Wassergehalt ermittelt werden.

Typ und Zahl der SB	Frischgewicht	Trockengewicht	Wassergehalt (%)
heller Typ 28	0,42 g	0,12 g	71,5
dunkler Typ 28	0,30 g	0,11 g	63,0

Tabelle 10: Gewicht und Wassergehalt von 56 Speiballen (SB) der beiden Typen (Mittelwerte).

Die Tabelle 10 zeigt, daß die hellen Ballen bei der Trocknung mehr an Gewicht verloren haben, also höheren Wassergehalt besaßen, als die dunklen. Diese enthielten viele harte Teile besonders Steinchen. Auch konnten sie infolge der dichten Packung der Bestandteile weniger Wasser adsorbieren als die lockeren hellen. Dunkle Ballen, die besonders viele Steinchen und Schneckengehäuse enthielten, hatten nur geringen Wassergehalt, z. B. die drei folgenden Ballen:

Kemmete, 2. 3. 1969: Frischg. = 0,43 Trockeng. = 0,33, Wasserg. = 23,2 %

Kemmete, 2. 3. 1969: Frischg. = 0,38 Trockeng. = 0,25, Wasserg. = 34,2 %

Gichenbach, 8. 6. 1965: Frischg. = 0,31 Trockeng. = 0,20, Wasserg. = 35,5 %

Speiballen-Typ und Anzahl	Reaktion auf verd. HCl	Bestimmung des pH-Wertes
helle Speiballen 15	heftig	deutlich alkalische Reaktion pH = 7,6—8,2
dunkle Speiballen 15	keine	deutlich saure Reaktion pH = 5—7

Tabelle 11: Reaktionsfähigkeit der hellen und dunklen Speiballen

e) Die Untersuchung der Speiballen

(1) Chemische Kennzeichnung

Nach Heinroth (1938) zeigen die Eulengewölle ammoniakalische Reaktion. Zu einer Prüfung der Reaktionsweise der Wasseramsel-Speiballen wurden je 15 des hellen und dunklen Typs im chemischen Labor untersucht (Tab. 11).

Das beobachtete Aufschäumen der hellen Ballen beim Einbringen in verdünnte Salzsäure, wies auf CaCO_3 hin, das in dem Außenskelett der in diesen Ballen häufigen Nahrungstiere enthalten war. Die auf einzelnen hellen Ballen vorgefundenen Salzkrusten lösten sich ebenfalls in verdünnter HCl schnell auf, bestanden also auch aus CaCO_3 . Die deutlich saure Reaktion der dunklen Ballen wird teilweise durch den hohen Gehalt an Steinchen (Mineralien) bedingt gewesen sein.

Die beiden Typen der Speiballen lassen sich also auch chemisch kennzeichnen, was auf eine nicht nur äußere Verschiedenheit, sondern auch auf unterschiedlichen Inhalt hinweist.

(2) Die Bestandteile

(a) Untersuchungsmethode. Die Analyse der Ballen wurde nach folgender Methode qualitativ und quantitativ vorgenommen:

Die Ballen wurden in einer mit Wasser gefüllten Glasschale aufgelöst, und alle Bestandteile unter dem Binokular mit Hilfe von Nadeln und Pinzetten voneinander getrennt und bestimmt. Zur Abschätzung der Mengenanteile der verschiedenen Beutetierreste habe ich eine Glasschale (Petrischale) mit demselben Durchmesser wie das Gesichtsfeld des Binokulars benutzt. Die Bestandteile eines Ballens verteilte ich so auf dem Boden der mit Wasser gefüllten Schale, daß sie nebeneinander lagen und gruppenweise nach systematischen Einheiten (im günstigsten Falle nach Arten) getrennt angeordnet waren. Eine unter die Glasschale gelegte Zeichnung eines entsprechenden Kreises mit Sektoreneinteilung ermöglichte ein schnelles Abschätzen der Mengenanteile der Beutetiergruppen nach ihrem „Dekungsgrad“ in Prozenten.

Die Bestandteile der Ballen wurden zur Feststellung der Beutetierzahl ausgebreitet, nach ihrer systematischen Zugehörigkeit geordnet und die Körperteile ausgezählt. An Hand dieser Anzahl konnte ich ungefähr auf die Zahl der Beutetiere schließen. Diese Zahl war nicht mit Genauigkeit zu erfassen, weil die Beutetiere in verschieden großen Stückchen zerteilt vorlagen und meist sehr klein und zahlreich waren. Außerdem wechselte oft das Alter, Geschlecht und die Größe der Beutetiere in den Ballen.

Im Gegensatz zur Halsringmethode war die Bestimmung hier viel schwieriger, weil fast nur Fragmente der Beutetiere vorlagen. Die Bestimmung der meisten Bestandteile erfolgte bis zur Ordnung und Familie. Viele Teile waren so klein, daß sie nur durch Vergleich mit größeren Stücken determiniert werden konnten. Trichopteren fielen durch ihre Kopfkapseln, die häutigen Thorax- und Abdomenteile, sowie durch die Puppenhüllen und Stücke der Larvenköcher (das Gespinnstnetz enthielt noch viele Steinchen) auf. Die Coleopteren waren kenntlich an den glänzenden Elytrenstücken und extremitätenlosen Körpern, die Gammariden an den hellgelblichen Cephalothoraxfragmenten und Gliedmaßenstücken, die Gastropoden an den Gehäusen, die Fische an Wirbelknochen und — besonders genau — an den Otolithen. Die Bestimmung bis zur Art war nur in wenigen Fällen möglich. Die nichtbestimmbaren Bestandteile wurden zur Überprüfung an Spezialisten übersandt. Doch war es auch diesen nur zum Teil möglich, die Fragmente zu identifizieren.

(b) Die Bestandteile im hellen und dunklen Speiballentyp. 273 helle und 137 dunkle Ballen wurden analysiert. Beide Typen hatten sowohl in qualitativer wie quantitativer Hinsicht eine unterschiedliche Zusammensetzung (Abb. 17).

Im hellen Typ fand ich regelmäßige (sehr wenige Ausnahmen) und in hohem Anteil (90 %!) Bestandteile von *Gammarus spec.*, im dunklen nur in einzelnen Fällen und in viel geringerem Anteil (20 %). Diese Beutetiere kennzeichnen den hellen Typ. Die hell-gelblichbraunen Platten der Kopfbruststücke und Abdomen sowie die kurzen röhrenförmigen Abschnitte der Gliedmaßen dieser Bachflohkrebse geben diesen Ballen ihre Farbe und schuppige Struktur. Ihre Reaktionsfähigkeit beruht auf dem Kalksalzgehalt der Außenskelette dieser Kleinkrebse. Bestandteile anderer Beutetiere kamen deutlich weniger vor. Manchmal fand ich Trichopterenreste in nur geringer Menge oder häufiger einzelne Pflanzenfasern. Die hellen Ballen sind also im Hinblick auf ihre Zusammensetzung an Beutetieren artenarm.

Die meisten Ballen des dunklen Typs waren gekennzeichnet durch die Trichopterenlarven, die auch mit dem höchsten Anteil aller Beutetiere vorkamen. Die intensiv dunkle bis schwärzliche Farbe dieser Bestandteile gaben diesen Ballen zusammen mit den häufig enthaltenen Steinchen (z. B. dunkle Basaltsteinchen) und

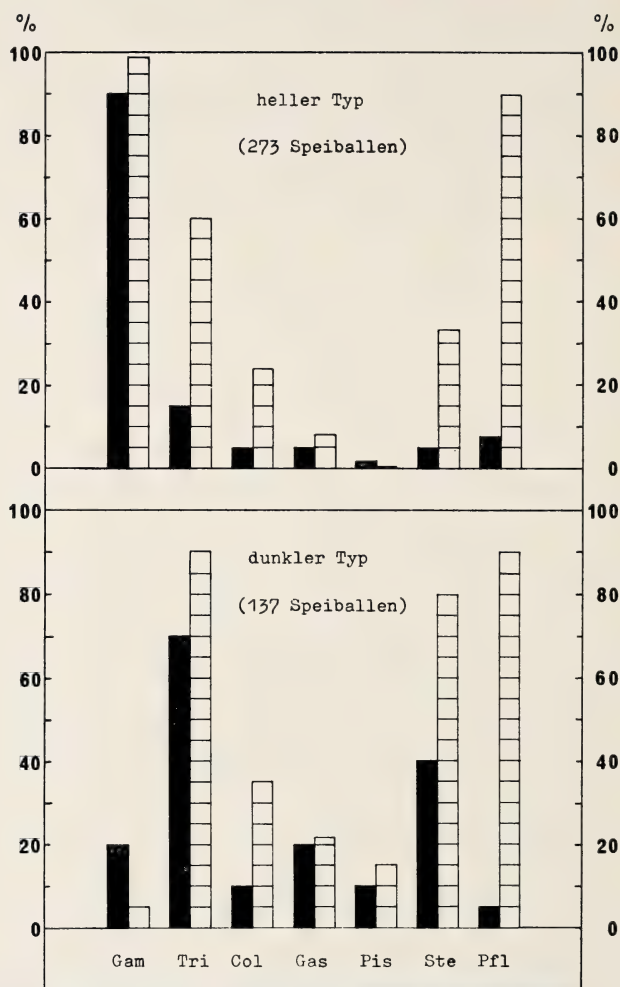


Abb. 17: Vergleich der Bestandteile im hellen und dunklen Speiballen-Typ.

Schwarze Stapel = prozentualer Anteil an der Zusammensetzung aller Ballen.

Schraffierte Stapel = prozentuales Vorkommen in allen Ballen.

Bestandteile von *Gammarus*, Trichoptera, Coleoptera, Gastropoda, Pisces, Steine, Pflanzen.

Käferteiilen die auffallende oft schwärzliche Färbung. Auch die Festigkeit wurde zu einem großen Teil durch den Trichopterenanteil bewirkt, da diese dünnwandigen und behaarten Teilchen enger ineinander hafteten als die Gammaridenreste im hellen Typ. Im Gegensatz zum hellen Ballentyp mit seiner homogenen Struktur traten in dem dunklen auch die anderen Bestandteile in höheren Anteilen und häufiger auf. Coleopteren, Gastropoden und Pisces kamen im dunklen Typ in jeder Beziehung häufiger vor als im hellen.

Die Einteilung der Wasserramsel-Speiballen in einen hellen und einen dunklen Typ ist also nicht nur wegen der äußeren Kennzeichen berechtigt, sondern beruht auch auf der verschiedenen Zusammensetzung der Ballen. Man kann von den Gammariden- bzw. den Trichopterenballen sprechen.

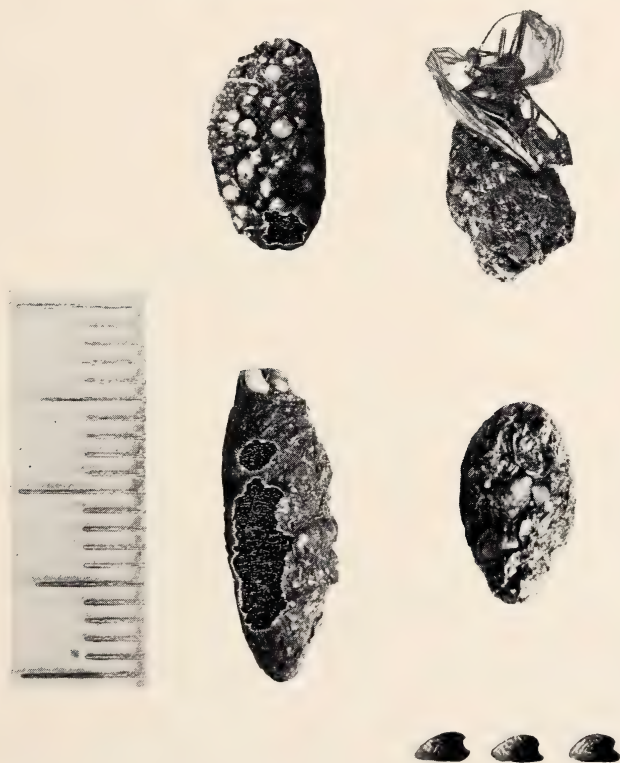


Abb. 18: Ungewöhnliche Speiballen des dunklen Typs

Oben links: Ballen fast nur aus Steinchen bestehend.

Oben rechts: aus dem Ballen ragt das zusammengedrückte Außenskelett mit Gliedmaßen und Flügeln einer Plecopteren-Imago heraus.

Unten: Ballen mit sehr hohem Anteil an Schneckenschalen. Sichtbar sind Schalen von *Bythinella compressa* und *Ancylus fluviatilis*.

Rechts unten: Schalen von *Ancylus fluviatilis* aus diesen Ballen.
Skala in Millimetern.

wenn man die in den Bestandteilen dominierende Beutetiergruppe zur Bezeichnung heranzieht. Während aber die hellen Ballen stets vorwiegend aus Bachflohkrebsen bestanden, fand ich bei den dunklen zuweilen hohe Anteile von verschiedenen Beutetiergruppen. Es gab Ballen mit überwiegendem Anteil an Steinchen, solche mit vielen auffallenden Schneckengehäusen (Abb. 18) oder vorwiegend aus Käferteilen bestehende. In einem Speiballen befand sich das langgliedrige Außenseklett mit Flügeln von einer Plecopterenimago. Dieser Teil veränderte die Form des Ballens, ragte aus ihm heraus und bildete fast ganz dessen Inhalt. Aus anderen Ballen ragten Laubmoosstückchen mit Blättchen heraus. Auch fand ich Ballen, die zum größten Teil aus einem oder wenigen, aufgelösten und teilweise erhaltenen, zerdrückten Abschnitten der Röhrenköcher von Trichopteren bestanden. Die gitterförmigen Gespinste, in denen die Steinchen noch teilweise festhingen, waren gut unter dem Binokular zu erkennen. Wahrscheinlich handelt es sich bei den von Stirnemann (1957) erwähnten Speiballen, „die stets nur aus einem Köcher der Köcherfliegenlarve bestanden“, auch um solche.

(c) Systematische Übersicht der festgestellten Beutetierreste in den Speiballen. Die hier vorgelegte Liste enthält außer den eigenen Feststellungen alle bisherigen Ergebnisse der Speiballenanalysen bei *Cinclus* nach der Literatur (Tab. 12).

Autor	Zahl der Ballen	Flußsystem oder Landschaft wo Ballen gefunden wurden
(1) Bryan, 1964	einige	River Rib, Hertfordshire
(2) Burg, v. in Studer u. Fatio, 1889	zahlreiche	Schweiz
(3) Groebels, 1932	mehrere	—
(4) Heinroth, M., 1910	einige	Käfigvogel!
(5) König, C., 1963	mehrere	Schwarzwald
(6) Kracht, 1932	mehrere	Käfigvogel!
(7) Kramer, H., 1968	einige	Prüm und Ahr (Eifel)
(8) Mulsow nach Kramer, H. briefl. 1965	1	—
(9) Mulsow nach Kramer, H. briefl. 1965	1	Trave (Schlesw.-Holstein)
(10) Mulsow nach Kramer, H. briefl. 1965	1	Oberalster (Hamburg)
(11) Mulsow nach Kramer, H. briefl. 1965	2	Olymp (Griechenland)
(12) Richter, 1955	1	Sachsen
(13) Stirnemann, 1957	182	Aare (Schweiz)

Tabelle 12: Bisher durchgeführte Untersuchungen an Speiballen der Wassermäusel

Tabelle 13: Die in Speiballen der Wasseramsel nachgewiesenen Beutetiere

Eigene Feststellungen erhielten keinen Vermerk. Den Literaturangaben ist eine Zahl (in Klammern) beigelegt, die auf die Autorenliste der Tabelle 12 hinweist.

Beutetiere	Beutetierreste	Datum und Gewässer
Hirudinea	Egelkokonhüllen, wahrscheinlich von <i>Herpobdella octoculata</i> (Schlammegel)	17. 11. 1965 Fulda
Crustacea	(11)	
<i>Asellus aquaticus</i> <i>Gammarus spec.</i>	(13), (9), halbes Tier kleine und größere Teile in großer Menge (3), (7), (8), (9), „äußerst zahlreich“ (5), „scheint Hauptnahrungstier zu sein“ (13), „meist Flohkrebse“ (2), „mainly of abdominal segments of a freshwater shrimp, possibly <i>Rivulogammarus sp.</i> “ (1)	13. 10. 1964 Fliede
Arachnida		
<i>Argyroneta aquatica</i>	zusammengepreßtes Außenskelett der Wasserspinne	13. 10. 1964 Fliede
Diplopoda	„some remains of a polydesmid millipede“ (1)	
Insecta	(12), (13)	
Ephemeroptera	(8), (13), „unverdauliche Reste vom Weißwurm und Muska“ (6)	
Plecoptera	Imago ragt aus Ballen heraus Larvenhaut in zwei Ballen und Flügel von <i>Nemoura</i> Larvenhaut von <i>Brachyptera</i>	11. 6. 1966 Fulda 10. 7. 1967 Döllbach, 1. 4. 1967 Fulda
Orthoptera	„a fragment of an insect, possibly a cricket or grasshopper“ (1)	
Heteroptera	7 Köpfe	1. 11. 1964 Eisenbach
<i>Velia caprai</i>	6 mm langes Tier	15. 1. 1967 Aschenbach
Hymenoptera	Kopf	9. 5. 1965 Feldbach
Ichneumonidae	Vermutl. Schlupfwespe, Teile d. Thorax, Flügel und Abdomen	10. 11. 1968 Fulda
Tenthredinidae	Kopf, wahrsch. Blattwespe Flügel Kopf	7. 4. 1965 Feldbach, 28. 5. 1966 Lüder, 20. 4. 1967 Eisgraben
<i>Formica</i>	ganzes Tier „Insekteneier (Ameisen?)“ (11)	2. 3. 1969 Altefeld,
Coleoptera	Käfer und Larven (13), Elytren oft verschiedene kleine Käferteile	8. 6. 1965 Gichenbach,

Beutetiere	Beutetierreste	Datum und Gewässer
Dryopidae	(11)	
<i>Elmis</i>	Abdomen	5. 7. 1966 Feldbach,
	Käfer	8. 6. 1965 Gichenbach,
	Käfer	4. 8. 1967 Fulda,
	Käfer	9. 3. 1965 Haardt,
	(9)	
<i>Limnius</i>	Elytrenrest	5. 7. 1966 Feldbach,
	Käfer	8. 6. 1967 Fulda,
	2 Käfer	8. 6. 1965 Gichenbach,
	Käfer	4. 8. 1967 Fulda,
	Käfer	8. 8. 1966 Nüst,
	Zahlreiche Käfer	7. 4. 1965 Feldbach,
	Elytren	9. 3. 1965 Haardt b. Poppenhausen,
	Käferrumpf	9. 5. 1965 Feldbach
<i>Dryops spec.</i>	Elytren	10. 7. 1967 Döllbach,
	Schlanke große Elytre	8. 6. 1965 Gichenbach
Dytiscidae		
<i>Deronectes rivalis</i> <i>ssp. sanmarki</i>	Teile und Flügel	10. 7. 1967 Döllbach,
	2 Elytren	28. 2. 1965 Döllbach,
	ganzer Käfer	25. 7. 1965 Döllbach,
	Schwarzgestreifte Elytren	8. 6. 1965 Gichenbach
<i>Platambus maculatus</i>	Käfer	2. 3. 1969 Aschenbach,
	Kopf u. 12 Käferlarven	30. 1. 1969 Aschenbach,
	Kopfkapsel u. Larvenhaut	28. 12. 1966 Bieher,
	Larvenhaut	13. 1. 1965 Nüst
<i>Agabus</i>	2 Larvenköpfe	10. 12. 1967 Aschenbach,
	Larve	4. 8. 1967 Fulda
<i>Hydroporus</i>	vielleicht (10)	
Curculionidae	Käferteile	4. 8. 1967 Fulda,
	Kopf	10. 12. 1967 Aschenbach,
	Elytre	29. 10. 1964 Fulda oberhalb Gersfeld
<i>Tropiphorus carinatus</i>	Rumpf	26. 6. 1967 Rommerser Wasser
<i>Apion spec.</i>	blaue Elytre	8. 6. 1965 Gichenbach
<i>Oliorrhynchus spec.</i>	Käferteile u. Flügel	10. 7. 1967 Döllbach
Carabidae	Elytrenrest	7. 4. 1965 Feldbach,
	Elytren	10. 7. 1967 Döllbach
<i>Harpalus spec.</i>	Kopf u. Pronotum Elytrenrest	20. 7. 1967 Eisgraben

Beutetiere	Beutetierreste	Datum und Gewässer
<i>Trechus</i>	Käferteile	4. 8. 1967 Fulda
<i>Bembidion</i>	Käfer	4. 8. 1967 Fulda
<i>Otiorrhynchus</i> spec.	Käferteil	7. 4. 1965 Feldbach
Haliplidae	zahlreiche Elytren	10. 7. 1967 Döllbach
<i>Halipus</i> spec.	gut erhaltener Käfer (13)	
<i>Halipus</i> (fluviatilis?)	ganzer bunter Käfer	6. 8. 1967 Fulda
Staphylinidae	Käferteile	4. 8. 1967 Fulda
<i>Atheta</i> (?)		
<i>Lesteva longelytrata</i>	Käferteile	4. 8. 1967 Fulda
Dascillidae	Larvenstücke	10. 11. 1968 Fulda
<i>Helodes</i> spec.		
	2 Larven	4. 8. 1967 Fulda
Hydrophilidae	Käferteile u. Flügel	10. 7. 1967 Döllbach
<i>Cercyon</i> spec.		
Scarabaeidae	Käferteile	2. 6. 1966 Lüder
<i>Geotrupes</i> spec.		
Cantharidae	Kopf	10. 12. 1967 Aschenbach
Tenebrionidae	bei der Fütterung mit Larven und Käfern wurden die Außenskelette stets in Ballen ausgespien. Darin fand ich meist kleine Teile, aber oft auch halbe oder ganze Larven, „Manchmal auch ganze Mehlwürmer“ (6)	
<i>Tenebrio molitor</i>		
Trichoptera	Häufig Kopfkapseln von Larven, vereinzelt auch ganze Larven; ganze Köcher, selten aber Teile sackartig zerdrückt und gefaltet, Köcher mit Larve darin, gefaltet Köcher (13), Reste (9)	10. 12. 1967 Aschenbach
<i>Rhyacophila</i> sp.	Puppenhüllen verschiedentlich	
<i>Hydropsyche</i> sp.	Kopfkapseln und Kiefer herrschen in einigen Ballen vor (13), Pronotum einer Larve (7)	
<i>Philopotamus</i> sp.	Larve (12)	
<i>Adicella</i>	30 kleine Sekretgehäuse, wahrscheinlich von dieser Gattung	7. 1. 1969 Aschenbach
Diptera	Haut einer Larve Larve	19. 2. 1965 Fulda, 28. 2. 1965 Döllbach

Beutetiere	Beutetierreste	Datum und Gewässer
Psychodidae	Larve	22. 1. 1967 Aschenbach,
	Larvenhaut	22. 1. 1967 Aschenbach
Tipulidae	Flügelteil	1. 11. 1964 Lüder
<i>Tipula</i>		
Gastropoda	Scherben verschiedener Formen	
<i>Ancylus fluviatilis</i>	(10), In den Ballen als häufigste Gastropode vertreten (Scherben, auch ganze Gehäuse)	
<i>Bythinella compressa</i>	1 Gehäuse	6. 8. 1967 Fulda,
	2 Gehäuse	12. 8. 1966 Fulda,
	2 Gehäuse	4. 8. 1967 Fulda,
	1 Gehäuse	15. 1. 1967 Aschenbach,
	3 Gehäuse	10. 11. 1968 Fulda,
	2 Gehäuse	4. 12. 1968 Fulda,
<i>Succinea oblonga</i>	2 Gehäuse	19. 2. 1965 Fulda,
	4 Gehäuse	9. 3. 1965 Lütter
<i>Succinea</i> sp.	7 Gehäuse	10. 12. 1967 Aschenbach,
	2 Gehäuse	6. 1. 1969 Lauter
<i>Cochlicopa lubrica</i>	1 Gehäuse	17. 11. 1965 Fulda
Pisces	Fischreste (Knochen, Otolithen) in 25 von insgesamt 458 Ballen	
<i>Cottus gobio</i>	11 Nachweise von dieser Art, bisher einzige in Ballen nachgewiesene Fischart	

(d) Steinchen, Pflanzenreste und sonstige Bestandteile in den Speiballen. Ein höherer Anteil an Steinchen ist kennzeichnend für den dunklen Ballentyp. Steinchen kommen in hellen Speiballen viel seltener und in deutlich geringerer Menge vor (Abb. 17). Es besteht eine Beziehung zwischen den Speiballensteinchen und den im Gewässer vorkommenden Gesteinsarten. Im Basaltgebiet fand ich fast nur Ergußgesteinsstückchen in den Ballen und im Buntsandsteinbereich Sand- und Ergußgesteinssteile, letztere stammen von den in das Gebiet eingeschwemmten Basaltgesteinen. Im Mittel- und Unterlauf des Döllbachs erhielten die Ballen nur Quarzsteinchen. In einigen Speiballen befanden sich kleine Mineralienstückchen (Ballen als Mineralienanzeiger).

Übersicht:

Ballen 29. 11. 1964 Fulda (Rönshausen-Welkers): enthielt Olivin-Kristalle, grün-lasige Steinchen.

Ballen 8. 6. 1965 Gichenbach: enthielt Hornblende-Kristalle, schwarz glänzende Steinchen.

Ballen 11. 6. 1966 Quellregion Fulda: enthielt Hornblende- und wahrscheinlich Augit-Kristalle, schwarze bis bräunliche, glänzende Steinchen.

Beide Kristallsorten sind in Basalten recht häufig und dürften aus zerfallenen Basaltsteinen stammen.

Ballen 8. 6. 1965 Gichenbach: Stückchen kristalliner Schiefer, aus vulkanischen Tuffen. Dieses Gestein ist selten im Gebiet, da es aus dem Urgestein stammt, welches in dieser Gegend nicht anstehend vorkommt.

Die häufigste Mineralform in den Ballen war der Quarz, der in Form von weiß-glasigen, meist gut gerundeten Steinchen fast regelmäßig enthalten war. Außerdem kamen oft durch Eisenverbindungen gefärbte Sandsteinchen vor, die als bunte Flecken die schwarzen Gewölle färbten. In 4 Speiballen fand ich kleine rötliche auffallende Stückchen von Ziegelsteinen, die hier zum Hausbau verwendet und mit Mörtelteilen zusammen an oder in die Gewässer geschüttet werden. — Die Steinchen traten in verschiedenen Größen in den Ballen auf. Ich habe sie geordnet und erhielt aus manchen Ballen ganze Reihen gleichgroßer Steinchen. Dies weist darauf hin, daß viele — wahrscheinlich die meisten — dieser Steinchen aus den vom Vogel verzehrten Röhrenköchern der Köcherfliegenlarven stammen. Bei der Speiballenbildung im Magen lösen sich viele Steinchen aus den Gespinstnetzen. — Käfigvögel konnte ich bei der Aufnahme einzelner Steinchen beobachten, und ich nehme an, daß auch die freilebenden Wasserramseln diese nicht nur mit der Nahrung beiläufig verzehren, sondern aktiv einzelne Steinchen aufpicken.

Die meisten Steinchen waren 2—3 mm lang. Regelmäßig kamen auch einige 3—4 mm große vor, vereinzelt sogar 4 und 5 mm lange Stückchen.

Größenverhältnisse des Steinanteils in 2 Ballen:

Ballen:	6 Steinchen =	4—5 mm lang
	10 Steinchen =	2 mm lang
	10 Steinchen =	1 mm lang
Ballen:	5 Steinchen =	2 mm lang
	10 Steinchen =	1 mm lang
	150 Steinchen =	0,5 mm und kleiner

In der Literatur fand ich nur drei kurze und allgemeine Angaben über Steinchen in Speiballen: mineralische Bestandteile (2), einige Sandkörnchen und Kieselsteinchen (2), viele kleine Steinchen (7).

Reste pflanzlichen Ursprungs kamen in beiden Ballentypen regelmäßig vor, im hellen mit etwas höherem Anteil (Abb. 17). Nur einzelne Angaben über Pflanzenreste in Wasserramsel-Speiballen wurden in der Literatur gefunden und in Tabelle 14 mit den eigenen Feststellungen vereinigt.

Tabelle 14: Vorkommen verschiedener Pflanzenteile in den Speiballen

Eigene Feststellungen erhielten keinen Vermerk. Den Literaturangaben ist eine Zahl (in Klammern) beigelegt, die auf die Autorenliste der Tabelle 12 hinweist.

Bestandteile und Länge	Anzahl der von mir untersuchten Ballen die Teile enthielten
„Wasserpflanzen“ (3), (2)	—
Ganz vereinzelt Diatomeen, einige Algenreste (7)	—
Grüne Fadenalgen: Einzelfäden und Bündel 3—4 mm	7
Laubmoose: Etwas Moos; es wurden Moosstückchen verfüttert (4).	—
Sproßstückchen mit Vegetationsspitze und Blättchen daran, kein Chlorophyll mehr enthaltend, Sproß bleich u. bräunlich.	5
Ein Stück als zugehörig zu <i>Fontinalis antipyretica</i> erkannt.	1
Moosblättchen und Blattreste.	7
Stengelstücke von Gräsern, Kräutern und Holzgewächsen: 2—8 mm	18
Würzelchen: gewundene glatte, Einzelstränge und gewundene Geflechte	etwa 50
Besondere Gewebestücke: meist Leitbündel- und Sklerenchymstränge 2—10 mm, Einzelstränge und Bündel, auch geknüllt	etwa 100
Siebröhrenstücke (13)	—
Markzellen (13)	—
Holzstückchen 2—4 mm	25
„Tannenholz“ (13)	—
Borkenstückchen (Korkgewebe), eines 3 x 3 mm	5
Blattreste (teilweise von Gräsern): manche zersetzt, eines 10 x 5 mm	15
Blattreste (13)	—
wahrscheinlich Fichtennadel	1
Nadelreste (13)	—
Grasspelzen	3
Samen: verschiedene Stücke	5
verschiedene Samen (11)	2
„an indeterminate fragment of a seed“ (1)	1
Erlensamen	4
Samen von <i>Epilobium spec.</i> mit den langen Flughaaren	1

Sonstige Bestandteile: Federchen aus dem Kleingefieder der Wasseramsel, insgesamt in 8 Speiballen (je 1—3 Stück). Diese Ballen wurden gefunden: im Juli 2, August 3, Januar 3 und März 1.

Eine 5 cm lange verknüllte dünne Faser aus Kunststoff. In 2 Ballen je ein Haar (Tier oder Mensch, 3 und 1,5 cm lang).

(e) Anzahl und Größe der Beutetierreste in den Ballen. Die Zahl der Bestandteile war je nach Größe und Typ der Speiballen sowie nach Größe und Art der Beutetiere verschieden.

Die hellgelblichen Gammaridenballen enthielten vorwiegend die Panzerteile dieser Flohkrebse. Die Masse der Reste war so homogen, daß keine kennzeichnenden Körperteile zur Auszählung der Individuenzahl benutzt werden konnten. Nur in einigen Ballen war es möglich, aufgrund der noch in Klumpen zusammenhängenden letzten Abdominalsegmente ungefähr auf die Tierzahl zu schließen. Zur genaueren Zählung wurden deshalb ganze abgetötete Gammariden getrocknet und zu einer Menge zusammengelegt, die der Menge des aufgelösten Gammaridenanteils je Ballen entsprach. Demnach sind ungefähr die Reste von bis 10 großen oder bis 25 kleinen *Gammarus*-Tieren in einem ganz aus dieser Art bestehenden Ballen enthalten.

Dunkle Ballen bestanden zum größten Teil aus Trichopteren- und Coleopterenanteilen unterschiedlicher Menge. Da von den Trichopterenlarven mit Röhrenköchern nur Kopf und Thorax stärker chitiniert sind, ist es möglich, daß das dünnhäutige Abdomen meist völlig verdaut wird. Einige Ballen enthielten die ganze abdominale Haut oder Teile von ihr. Die stärker chitinierten und pigmentierten Kopfkapseln waren häufig ganz erhalten. Nach der Zahl der Kopfkapseln konnte ich somit auf die Anzahl der im Ballen enthaltenen Trichopterenlarven schließen. In fast ganz von Trichopterenresten gebildeten Ballen waren die Reste von maximal 10—15 Köcherfliegenlarven enthalten.

Auch die Größe der Teilchen variierte — insbesondere bei den dunklen Ballen. Die im Wasser aufgelösten hellgelblichen Ballen bildeten ein recht einheitliches Gemenge besonders von Teilen der Hautpanzer der Gammariden. Die Länge der meisten Teilchen betrug 0,1—2 mm. Die größten waren die etwa 1 mm langen Gliedmaßenabschnitte, die Hautpanzerstücke von 1—3 mm Länge und andere Teile wie z. B.:

Vollständiger Wasserläufer *Velia caprai*, 6 mm lang;
Molluskengehäuse 2—3 mm lang, 1—2 mm breit;
ganze Käfer und Rümpfe 1—2 mm lang;
Stünze eines Steinköchers mit Steinchen besetzt 5 mm breit;
Wasserspinn *Argyroneta aquatica* 1—2 mm lang;
Trichopterenkopfkapseln 1—2 mm.

(3) Die Zusammensetzung der Ballen in Beziehung zur Jahreszeit

In Abbildung 19 sind die 4 Sammelperioden so angeordnet, daß das Frühjahr (15. 3.—31. 5.) zuerst, der winterliche Abschnitt (1. 12.—15. 3.) zuletzt erscheinen, weil so die fortschreitende Änderung der Balleninhalte am besten zu erkennen ist.

Der Trichopterenanteil nimmt vom Frühjahr mit 85% bis zu 10% im Winter ab. Umgekehrt verhält sich der *Gammarus*-Anteil: im Frühjahr überhaupt nicht feststellbar, im Laufe des Jahres zunehmend und schließlich im Winter mit 82% in den Ballen nachweisbar. Eigenartig ist das völlige Fehlen der Gammariden im Frühjahr, etwa von Mitte März an. Vorher bestanden die Ballen oft bis zu 100% aus Bachflohkrebstteilen (im Durchschnitt 82%). Ich nehme an, daß die rasche Abwanderung der Wasserramseln aus ihren Winterrevieren, die

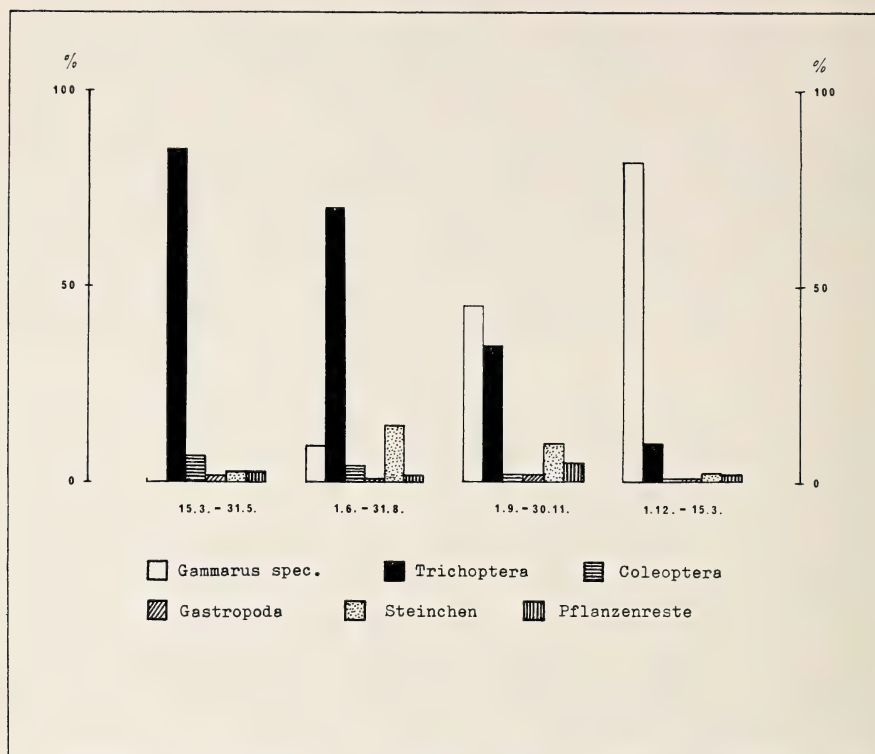


Abb. 19: Prozentualer Anteil der Hauptbestandteile in den Speiballen im Laufe des Jahres.

oft in kleineren Seitenbächen mit hohem Gammaridenbestand lagen, zu den Brutrevieren in die Hauptgewässer mit geringen *Gammarus*-, aber großen Trichopteren-Beständen und einem artenreichen Benthos die wichtigste Ursache dieses Nahrungswechsels ist.

Auch die Bestandteilmengen der Coleopteren nehmen im Laufe des Jahres ab. Keine wesentliche Änderung zeigt der Anteil der Gastropoden. Der durchschnittliche Prozentwert fällt wenig auf, aber in einzelnen Ballen können die Schneckengehäuse einen hohen Wert erreichen (Abb. 18).

Das Maximum des Anteiles der Steinchen im Sommer und Herbst kann auf verschiedene Ursachen zurückgeführt werden. Zu dieser Zeit wurden vielleicht vermehrt einzelne Steinchen aufgenommen, auch können mehr Röhrenköcher als sonst mitverzehrt worden sein. Die Steinchen lösten sich im Magen von den Köchern und wurden später bei der Ballenanalyse als lose Steinchen gezählt.

Teile pflanzlichen Ursprungs sind regelmäßig in geringer Menge in den Speiballen nachzuweisen. Der höhere Anteil im Herbst dürfte auf die zu dieser Zeit am und im Fließgewässer liegenden Mengen von Blättern, Früchten und Samen zurückzuführen sein. In vier Ballen vom Januar fand ich Erlensamen (*Alnus glutinosa*). Diese Samen sind schwimmfähig und werden oft in großen

Mengen am Ufer angeschwemmt. Die Pflanzenteile in Speiballen haben die Vögel wahrscheinlich beiläufig zusammen mit Beutetieren verzehrt.

Von den „sonstigen Bestandteilen“ sind einige Federchen aus dem Kleingefieder der Wasserramsel erwähnenswert. Bei der Nahrungszubereitung oder beim Putzen des Gefieders sind diese wohl in den Schnabel gelangt und mit der Nahrung aufgenommen worden (bes. zur Mauserzeit und in den folgenden Monaten).

Welches sind weitere wesentliche Faktoren, die als Ursache für verschiedene Zusammensetzung der Speiballen zu bestimmten Jahreszeiten in Frage kommen? Als sehr wichtiger Faktor ist das zeitlich verschiedene Auftreten der Beutetiere zu nennen. Ein wesentlicher Grund wird auch die Vorliebe oder Abneigung des Vogels für bestimmte Nahrung sein. *Gammarus spec.* ist als Winternahrung anzusehen, die viele unverdauliche Teile hat (Chitin-Kalk-Außenskelett) und deshalb eine stärkere Ballenbildung veranlaßt. Zu den übrigen Jahreszeiten, wenn weichere Nahrung zur Verfügung steht, verschmäht die Wasserramsel wahrscheinlich diese Krebse in größerer Menge. Schließlich kann auch der Witterungseinfluß, besonders Hochwasserstand, für Tage und Wochen eine Änderung der Nahrung veranlassen, wenn die Vögel gezwungen sind, in Nebenbächen zu jagen.

Nicht jede Wasserramsel bildet im Winter helle und im Sommer dunkle Speiballen. Legt man der Betrachtung aber alle Ergebnisse der Ballenanalyse des gesamten Untersuchungsgebietes zugrunde, so ergibt sich eine deutlich überwiegende *Gammariden*ernährung im Winter und die vermehrte *Trichopteren*aufnahme im Frühjahr und Sommer.

(4) Die Zusammensetzung der Ballen in Beziehung zum Gewässertyp

Das örtlich im Flußsystem stark variierende Nahrungsangebot ist im Einzelfall von besonderer Bedeutung für die Zusammensetzung der Speiballen. Dies soll ein Vergleich zwischen zwei Revieren mit ganz verschiedenen Biotopen und Biozöosen im Winter aufzeigen (Tab. 15). Die Ballen des einen waren am gleichen Tag dunkel, die des anderen aber hell.

Trotz strenger Kälte und Frost hielten einige Wasserramseln in den Gebirgsbächen des östlichen Vogelsberges (Altefeld und Eisenbach) im Winter aus. Sie hatten Reviere mit starkem Gefälle und viel Geröll im Bachlauf inne. Die Biozöosen zeigten Artenreichtum, aber Individuenarmut. — Demgegenüber war der Aschenbach ein beliebter Winteraufenthalt für *Cinclus*. Die Biozönose war durch großen *Gammarus*-Bestand besonders am Uferand und insgesamt durch wenige Arten, aber viele Einzeltiere gekennzeichnet. Vergleicht man den Inhalt der Ballen, die am gleichen Tage in den beiden Gebieten gesammelt wurden, so stellt man fest, daß in den Speiballen der Vogelsbergbäche verschiedene Beutetierreste mit hohem Anteil vorkommen, wie es der Mannigfaltigkeit der dort lebenden Biozö-

Tabelle 15: Bestandteile der Speiballen, die am 6. 1. 1969 in verschiedenen Gewässern gesammelt wurden. — Gm *Gammarus spec.*, Trichoptera, C Coleoptera, Ga Gastropoda, P Pisces, St Steinchen und Pf Pflanzenteile.

Gewässer Höhen- lage (NN + m)	Gewässertyp und Geologie	Färbung und Zahl d. Ballen	Zusammensetzung der Ballen in Prozenten						
			Gm	T	C	Ga	P	St	Pf
Altefeld und Eisenbach (Vogels- bergost- abhäng), 400 bzw. 350	Gebirgsbäche mit starkem Gefälle am Ostrand des Basaltplateaus Basaltgeröll verschiedener Größe am Ufer und im Bachbett, viele Steine aus dem Wasser herausragend.	schwarz bis mittel- grau 13		20			70	10	
				5			5	90	
				15			40	45	
				30			10	60	
				30			10	60	
				15			5	80	
				10		5	5	80	
				85		10		5	
				40			10	50	
				40			10	50	
				70		5	5	20	
				60		10	5	25	
				80			2	18	
Aschen- bach, Neben- bach der Nüst (Kuppen- rhön), 350	Wiesenbach mit geringem Gefälle im Buntsandstein- und Muschelkalkgebiet Kleiner Schotter, Sand und Schlamm im Bachbett, ein- zelne Steine aus dem Was- ser herausragend	hell und gelblich 15		98	2				
				95	2			3	
				95	2			3	
				90	5			5	
				98	2				
				97	3				
				95	2				3
				90	7			3	
				100					
				96	3				1
				90	10				
				95	5				3
				85	10			5	
				90	5				
				97				3	

nosen entspricht. Ebenso sind die Balleninhalte der Aschenbach-Speiballen ein Spiegelbild des in der Lebensgemeinschaft dieses Wiesenbachs herrschenden Artenspektrums: sehr hoher Gammaridenanteil und wenige andere Bestandteile entsprechen der hohen Dominanz der Bachflohkrebse im Gewässer.

Insgesamt wurden in den Basaltgebieten (Rhön- und Vogelsbergbäche über 400—500 m NN) fast nur und während des ganzen Jahres Ballen des dunklen Typs gefunden. Das heißt, daß diese Wasseramseln im Laufe des Jahres nur einen geringen Wechsel in der Nahrungszusammensetzung haben. Anders ist es bei den Artgenossen, die im Winter aus diesen höher gelegenen Gebieten der Flußsysteme in die Buntsandstein- und Muschelkalkbereiche abwandern oder die aus den Hauptgewässern in die Nebenbäche kommen. Sie zeigen einen stärkeren jahreszeitlichen Wechsel in ihrer Ernährung, wie es durch häufige Abgabe der hellen Gewölle im Winter zum Ausdruck kommt.

f) *Vergleich der Speiballen von Käfigvögeln und freilebenden Wasseramseln*

(1) Bestandteile

Da im Käfig vorwiegend Gammariden verfüttert wurden, bestanden die Ballen zum größten Teil aus deren Resten. Die Ballen waren hellgelblich, wie die der Wildvögel, die sich vorwiegend von Bachflohkrebsen ernähren. Ganz dunkle Speiballen habe ich nie im Käfig gefunden, weil Trichopteren und Coleopteren im vorgesetzten Frischfutter zusammen nie mehr als 20 % ausmachten. Braune und graue Ballen enthielten relativ viele Überreste von Trichopteren. Die Analyse ergab weiterhin, daß die Bestandteile in den Käfigballen etwas größer waren als in den am Gewässer gesammelten Ballen.

Warum waren die Käfigballen grobteiliger als die Gewässerballen?

Dafür können verschiedene Ursachen verantwortlich gemacht werden:

Die physiologischen Prozesse bei der Verdauung, insbesondere bei der Sonderung der Ballenteilchen in den Magen können bei den Käfigvögeln Störungen erleiden, weil die Nahrung nicht völlig derjenigen im Lebensraum entspricht. —

Das täglich notwendige Frischfutter für die Käfigvögel wurde mit Sieben und Netzen aus Wiesengräben und Uferbezirken gesammelt. Dadurch fand eine Auswahl von bestimmten Beutetierarten statt. Das Nahrungsangebot im Gewässer ist dagegen viel reichhaltiger. Fortlaufend erbeuten die Vögel verschiedenartigste Tierarten. —

Infolge der großen Maschenweite der Fangsiebe und Fangnetze erhielt ich beim Sammeln der Beutetiere vor allem ältere Tierstadien. Die gesam-

melten Futtertiere waren häufig die größten und härtesten Exemplare der Lebensgemeinschaft am Fangplatz. Im Lebensraum wird die Wasserramsel dagegen die jüngeren und weicheren Stadien am häufigsten und am leichtesten erbeuten. Die Wildvögel nahmen somit leichter verdaubare Nahrung auf als die Käfigvögel, die wegen ihrer härteren Nahrung auch mehr Ballen abgaben und wegen der größeren Beutetiere grobteiligere Reste in diesen Ballen aufzuweisen hatten.

(2) Größe

In den Größenwerten entsprachen die Ballen der Käfigvögel weitgehend denen der Wildvögel.

(3) Trockengewicht

Die Käfigballen waren mit durchschnittlich 0,07 g deutlich leichter als die Gewässerballen (0,11—0,12 g). Die grobteiligeren Käfigballen hatten eine sehr lockere Struktur. Die Gewässerballen waren schwerer, weil sie feinteiliger waren und die Bestandteile dichter aneinanderlagen. Der Vergleich der Speiballen von Käfigvögeln und freilebenden Wasserramseln weist also darauf hin, daß *Cinclus* im Lebensraum vorwiegend kleine Beutetiere jagt.

g) Bildung von Speiballen bei Nestjungen

(1) Feststellungen im Lebensraum

23. 8. 1966 Grumbach-Brücke (Ulster): In einem Spalt der Brückenmauer unmittelbar unterhalb der Bruthöhle finde ich 4—5 teilweise schon aufgelöste Ballen. Es ist möglich, daß diese noch von den Nestlingen der diesjährigen Brut stammen. Auch Federchen liegen dabei.

8. 6. 1967 Döllbach: Im Nistkasten liegt am Eingang des Nestes, in dem sich vier 14 Tage alte Nestlinge befinden, ein Ballen mit Beutetierresten.

13. 6. 1967 Werthes Mühle (Haune): Ein Nest mit 20 Tage alten Nestlingen befindet sich in der Mauernische neben dem Mühlrad. Infolge niedrigen Wasserstandes ragt ein schmaler Sockel der Mauer unterhalb des Nestes aus dem Wasser. Auf dem Sockel finde ich eine größere Menge Kot. Darauf liegen 4 saubere Speiballen. Es ist unwahrscheinlich, daß diese von den Altvögeln stammen.

Die Maße dieser Ballen waren (Mittelwerte):

Länge	12,2 mm
Breite	6,5 mm
Höhe	5,2 mm
Trockengewicht	0,13 g

Der Vergleich mit den entsprechenden Werten der Altvögel zeigt, daß die Maße dieser dunklen Nestlingsballen den Werten der Altvögel-Ballen recht ähnlich sind (Tab. 9 u. 10).

Die Untersuchung der Zusammensetzung der 4 Ballen ergab, daß kleine, meist 0,2—0,5 mm große Teile überwogen und viele Gliedmaßenteile etwa 2 mm lang waren. In jedem Ballen befanden sich durchschnittlich 6 Kopfkapseln von Trichopteren (je 1,7—2 mm lang). Somit bestanden weder in der Größe noch in der Art der Beutetierreste gegenüber den Speiballen der Altvögel wesentliche Unterschiede.

(2) Feststellungen an den aufgezogenen Vögeln

24. 6. 1968: Die beiden Nestlinge werden mit verschiedenen Bachtieren, vorwiegend mit Gammariden gefüttert. Schon am nächsten Tag finde ich 3 Speiballen am Eingang des Kunstnestes im Käfig. Die Nestlinge sind 14 Tage alt. — Sie bildeten in der Zeit, wo sie im Nest blieben, täglich (je nach Gammaridenanteil der Nahrung) Ballen:

25. 6. 1968	3 Speiballen
26. 6. 1968	8 Speiballen
27. 6. 1968	4 Speiballen
28. 6. 1968	3 Speiballen
29. 6. 1968	2 Speiballen

Diese 23 gesammelten Speiballen hatten verschiedene Maße:

Länge:	15 mm (9 — 33 mm)
Breite:	7 mm (5,5— 9 mm)
Höhe:	6 mm (5 — 7 mm)
Trockengewicht:	0,2 g (0,08—0,35 g)

Die Analyse dieser Ballen ergab, daß viele Teile deutlich größer waren als gewöhnlich in Altvogel-Speiballen. Zum Beispiel fand ich ganze Dorsalplatten der Körpersegmente von Gammarus sowie größere Pflanzenfasern, Käferelytren und Samen. Offenbar sind die Nestlinge dieses Alters zur Bildung von Speiballen schon befähigt, die Aufbereitung der Hartteile der gepanzerten Gammariden scheint aber noch nicht fertig entwickelt zu sein.

(3) Ergebnis

Die Abgabe von Speiballen erfolgt schon im Nestlingsalter (ebenso bei einigen anderen Vogelarten, nach Groebbels 1932). Das zeigt einwandfrei der Fund am Nest in der Werthes-Mühle mit 20 Tage alten Nestlingen. Ob auch jüngere Nestlinge unter natürlichen Bedingungen Ballen bilden, konnte nicht einwandfrei nachgewiesen werden. Bei der Aufzucht haben die 14 Tage alten Vögel schon regelmäßig Speiballen abgegeben; wahrscheinlich deshalb, weil vorwiegend *Gammarus* verfüttert wurde. Unter natürlichen Verhältnissen erhalten die Nestlinge in diesem Alter weiche Nahrung, besonders aus den Röhrenköchern entnommene Trichopteren-

larven. Vielleicht ist der Beginn der Speiballenbildung bei den einzelnen Brutten etwas verschieden und hängt von der Art der verfütterten Tiere ab. Jedoch dürfte die Abgabe von Ballen allgemein erst kurz vor oder direkt nach dem Ausfliegen aus dem Nest beginnen, sonst hätte ich an mehreren Brutstellen bei dem Absuchen der Nester mehr Speiballen finden müssen.

h) Zusammenfassung und Diskussion

Noch vor kurzer Zeit nahm man an, daß *Cinclus* keine Speiballen bildet, sondern alle unverdaulichen Nahrungsteile durch den Darm ausscheidet (W. Albrecht 1964). Die vorliegende Untersuchung wies die fortgesetzte Ballenbildung bei dieser Vogelart während des ganzen Jahres nach. Man kann die Ballen am Ufer oder auf herausragenden Steinen im Fließgewässer finden, wo sie von den Vögeln abgelegt werden. Zwischen Steinchen oder Pflanzen fallen sie wenig, auf Schnee dagegen sehr auf. Deutlich sind hellgelbliche von dunklen Speiballen zu unterscheiden, graue und bräunliche sind weniger häufig. Die beiden Haupttypen unterscheiden sich in: Färbung, Form, Größe, Oberfläche, Festigkeit, Gewicht, Wassergehalt, chemischer Reaktion und in der Zusammensetzung der Bestandteile.

Nach der Art der häufigsten Bestandteile kann man die hellen als Gammaridenballen, die dunklen als Trichopterenballen bezeichnen. Die hellen Ballen fand ich nur im Herbst und Winter, die dunklen besonders häufig im Sommer. Außerdem stellte ich fest, daß im allgemeinen Wasseramseln der schnellströmenden Gebirgsbäche mit steinigem Grund auch im Winter, wenn sie im Revier bleiben, dunkle Ballen bilden, die Vögel im Meta- und Hyporhithral sowie Potamal dagegen im Sommer dunkle und graubraune im Winter helle Ballen abgeben. Das jahreszeitlich verschiedene Vorkommen der beiden Ballentypen beruht auf dem Nahrungswechsel der Vögel infolge Änderung des Nahrungsangebotes, Wanderungen der Beutetiere und der Wasseramseln.

Der Vergleich zwischen den Speiballen, die am Gewässer und von Käfigvögeln gesammelt wurden, ergab, daß die Wildvögel überwiegend kleine Tierstadien erbeuten. *Cinclus*-Nestlinge geben kurz vor dem Ausfliegen (Alter 20 Tage), vielleicht auch schon früher, Speiballen ab, die denen der Altvögel ähnlich sind.

Die in den Ballen fast regelmäßig nachgewiesenen Pflanzenreste sind sicher zum größten Teil beiläufig mitverzehrt worden. Ihr Anteil in den Ballen ist aber allgemein gering. Steinchen konnte ich besonders zahlreich in dunklen Ballen nachweisen. Sie können vom Vogel aktiv aufgenommen werden. Die meisten werden sicher an der Nahrung hängend mitverzehrt. Viele Steinchen stammen von den Röhrenköchern der Trichopteren, die manchmal in den Magen gelangen.

Es fällt auf, daß in den Ballen fast nur solche Tierarten vertreten sind, die einen stärkeren Hauptpanzer oder ein Gehäuse besitzen. Besonders die stark sklerotisierten Coleopteren (hier mit 10 Familien vertreten) und Gammariden konnten nachgewiesen werden. Nur in Einzelfällen sind weichhäutigere Formen (z. B. Ephemeropteren oder die Wasserspinne *Argyroneta*) in den Speiballen vertreten. Da die Ballen die „unverdaulichen oder schwerverdaulichen Substanzen“ (Stresemann 1927—1934) enthalten, stellen die in diesen nachgewiesenen Beutetiere wahrscheinlich nur einen bestimmten Teil der Gesamtnahrung, nämlich die Arten mit unverwertbaren Hartteilen, dar.

4. Untersuchung des Mageninhaltes

a) *Bisher durchgeführte Magenanalysen*

Angeregt durch die Behauptung der Fischereiwirtschaft, daß *Cinclus* den Fischbestand erheblich schmälere, wurden im letzten und noch Anfang dieses Jahrhunderts in vielen Ländern immer wieder Wasseramseln erlegt, um die Beutetierreste im Magen zu überprüfen (Tab. 16, 17). Die umfangreichste Untersuchung der Mageninhalte erlegter Wasseramseln hat Vollnhöfer (1906) vorgenommen (Tab. 18).

Tabelle 16: Bisher durchgeführte Magenanalysen

Literatur (s. Literaturverzeichnis)	Land	Anzahl der Vögel
(1) Aliton, in Dresser 1871, nach Hennicke 1895	—	mehrere
(2) Alston, E. R., nach Witherby 1949	—	mehrere
(3) Baer, W. 1903, 1909 u. 1910	Sachsen	12
(4) Brehm, Chr. L. 1822, 1856	—	mehrere
(5) Burg, G. v. 1839, nach Studer-Fatio 1889	Schweiz	8
(6) Crisp, E. 1865	England	3
(7) Fehlmann, J. W. 1914, nach Corti 1959	Steiermark	1
(8) Girtanner, G. A., nach Naumann-Hennicke 1905	Schweiz	mehrere
(9) Gloger, C. L., nach Brehm, A. E. 1869	Schlesien	mehrere
(10) Gould, in Dresser 1871, nach Hennicke 1895	—	5
(11) Gurney, J. H., nach Witherby 1949	Norfolk u. Skandin.	mehrere
(12) Hellweger, E. 1920, nach Corti 1959	Pustertal	2
(13) Homeyer, E. F. v. 1883	—	viele
(14) Hortling, D., nach Witherby 1949	—	mehrere
(15) Kastner, C. 1899, nach Corti 1959	Österreich	12
(16) Klaas, C. 1952 a	Taunus	1
(17) Kleinschmidt, O., nach Franz, J. 1943	Lappland	1
(18) Koppitsch, nach Groebbels 1932	—	mehrere
(19) Kovacevic, J. u. Danon, M. 1950/51, 1958/59	Jugoslawien	5
(20) Lorenz v. Liburnau, L. 1902—1913, nach Corti 1959	Salzburg u. Tirol	17
(21) Mac Gillivray, in Yarrell 1837, nach Hennicke 1895	Großbrit.	viele
(22) Metzger und Glaser, nach Paulstich 1883	—	10 (auch Nestlinge)
(23) Morbach, J. 1943	Luxemburg	mehrere
(24) Naumann, J. A. 1823	—	mehrere
(25) Rackebrandt, 1885	Niedersachsen	mehr als 12
(26) Ruttner, F. 1925, nach Corti 1959	—	6
(27) Sch., A. 1912	Schweiz	3
(28) Schlegel, R. 1929	Berchtesgaden	1
(29) Seebohm, H., nach Naumann-Hennicke 1905	—	6
(30) Tschusi, V. v. 1883, nach Corti 1959	Österreich	viele
(31) Ulmer, G. 1925	Ungarn	mehrere
(32) Vollnhofer, P. 1906	Ungarn	482
(33) Wacquant-Geozelles, Staats, v. 1895	Österreich	mehrere (auch Nestlinge)
(34) Weber 1889, nach Studer-Fatio 1889	Schweiz	mehrere
(35) Yarrell, W., nach Naumann-Hennicke 1905	—	mehrere

Tabelle 17: Die bei Magenanalysen gefundenen Teile des Mageninhaltes (außer Vollnhöfer, 1906).

Die Zahlen geben die Anzahl der Nachweise an, die Zahlen in Klammern weisen auf die Autorenliste der Tabelle 16 hin.

Beutetiere:

Vermes:	<i>Planaria</i> und <i>Polycelis</i> 1 (14), „ganze und Reste von Würmern“ 1 (13), „Würmchen“ 1 (23) (4). <i>Gordius aquaticus</i> 1 (6).
Crustacea:	„Wasserflöhe“ 1 (23), <i>Asellus</i> 1. <i>Gammarus</i> ausschließlich oder vorwiegend 5, Reste 9.
Arachnida:	Reste von Spinnen 1 (13).
Myriopoda:	„Tausendfüßler“ 1 (23).
Insecta:	
Larven und Imagines:	ausschließlich oder vorwiegend 7, Reste 9, Reste von Insektenflügeln 4.
Ephemeroptera:	Haftes und ihre Larven (3), (4), allgemein Ephemeropterenlarven 7, <i>Baetis</i> -Larve 1 (20), <i>Ephemerella vulgata</i> 3 (33,3). <i>Palinogenia horaria</i> Imago 1 (33), (21).
Plecoptera:	Imagines 1 (33), <i>Perlidae</i> 1 (10), <i>Perla</i> 1 (33), <i>Nemoura</i> -Larve 1 (20).
Odonata:	verschiedene Larven 2 (33, 20), Imagines 1 (33).
Heteroptera:	<i>Notonecta glauca</i> 10 (33), 1 (22), Wasserskorpion 1 (33).
Hymenoptera:	Hautflügler ganz oder Fragmente 1 (13), <i>Formicidae</i> 1 (19), „Kopf, Beine, Vorderflügel und Flügelfragmente von <i>Formica</i> spec.? (von Hochzeitsflug oder ins Wasser gefallen)“ 1 (28).
Coleoptera:	Käferchen (4), Reste von Imagines 3, „im Winter wesentlich ganz kleine Käfer“ 1 (13), Larven 1 (33), „Larven von <i>Hydrophilus</i> “ 1 (21), <i>Hydrophilus</i> 8, <i>Hydroporus</i> 1 (28) <i>Elmis maugei</i> 2, <i>Scarabaeidae</i> 1 (19), <i>Staphylinus</i> 1, <i>Platambus (Agabus)</i> 1 (28), <i>Gyrinus</i> 1 (11), <i>Carabidae</i> 1 (2), <i>Dytiscus</i> 1.
Megaloptera:	<i>Sialis lutaria</i> , Larven und Imagines 1 (33).
Trichoptera:	Imagines 1 (33), Larven 5, Larven und Gehäuse 10, Gehäuse 2, <i>Phryganeidae</i> (Larven und Gehäuse, einmal ganzes Gehäuse) 11, <i>Hydropsychidae</i> 1, <i>Phryganea</i> (4), <i>Brachycentrus montanus</i> (zahlreiche Gehäuse mit Chitinteilen), <i>Silo</i> (mehrere Gehäuse), <i>Micrasema</i> (zahlreiche Sandgehäuse), <i>Stenophyllax</i> (Larve und Gehäuse, etwa 15 mm lang) (31), Larven von <i>Limnophilus</i> und <i>Philopotamus</i> (16).
Lepidoptera:	„Spannerraupe“ 1 (23).
Diptera:	Ganze Fliegen und Teile 2, mehrere Mückenarten <i>Culex</i> 1 (4), „Blepharoceralarven“ 1 (20), <i>Chironomus</i> -Larven 3 (20), Nematocera- <i>Tanytus</i> -Larven zahlreich 2 (3), Brachycera- <i>Atherix</i> -Larven (2 cm) 1 (3).
Mollusca:	Mollusken 7, Schnecken 1, <i>Ancylus fluviatilis</i> (vollständige bis 5 mm Größe und Stücke von Schalen) (23), <i>Limnaea</i> , Schalenreste (15), <i>Limnaea ovata</i> 3 (28), (22).
Pisces:	24 Autoren geben an, daß sie nie in Wasseramselmagen Fischreste gefunden haben, andere fanden in 10 von insgesamt 79 Magen Reste von kleinen Fischen.
Pflanzenteile:	„Wasserpflanzen“ 7, „Samen, etwa kleiner als ein Hanfkorn“ 1 (15).
Steinchen:	Einige (6), regelmäßig (20), viele (15).
Sonstiges:	„Stückchen Band“ 1 (15).

b) Die Untersuchung Vollnhofers

Forstingenieur und Ministerialrat Paul Vollnhofer hat im Auftrag des Ungarischen Landwirtschaftsministeriums eine eingehende Untersuchung des Mageninhalts von 482 Wasseramseln durchgeführt (etwa 1902—1904), um die fischereiwirtschaftliche Bedeutung dieser Art festzustellen. Aus den verschiedenen Gebieten des Königreichs Ungarn ließ er sich die Vögel von den Forstbehörden zuschicken. Vollnhofer war bemüht, die Beutetierchen genau zu bestimmen. Er hatte Ulmer, dem bekannten Trichopteren spezialisten, Proben übersandt und die verschiedenen Tierformen auch im Lebensraum beobachtet.

Wichtige Angaben Vollnhofers zu seinen Magenanalysen und Freilandbeobachtungen seien im folgenden zusammengefaßt.

Gammarius: *Cinclus* verzehrt davon sehr große Mengen. Viele Magen enthielten 8—10 dieser Tiere. Nach den Mageninhalten zu urteilen, ernährt sich die Wasseramsel das ganze Jahr über gleichmäßig häufig von dieser Beute. An der orangengelben Färbung waren die bei der Verdauung zurückgebliebenen Reste der Gammariden zu erkennen. — Durch Heben der Steine und Aufwühlen fängt die Wasseramsel diese Tiere relativ leicht.

Trichoptera: Sehr oft wurden die Köcher in den Magen festgestellt. „In manchen Magen habe ich 600—700 Köcher gefunden.“ Die Trichopterenlarven leben räuberisch und verzehren wahrscheinlich auch Fischbrut. Oftmals konnten nur unbestimmbare Teile gefunden werden. Folgende Formen konnten im Mageninhalt festgestellt werden:

Hydropsyche variabilis, Köpfe sehr oft

Silo sp.?, nicht so oft wie vorige Art

Stenophylax sp.? seltener

Brachycentrus montanus, sehr oft

Micrasema minimum, sehr kleine Köcherlarve, besonders zahlreich, in manchen Magen 800 gezählt.

Perlidae: Meist nur Teile dieser Beutetiere gefunden. Einmal vollständige Perlalarve einem Magen entnommen. Sowohl Larven als auch Imagines festgestellt. Sicher bestimmt:

Perla bicaudata

Nemura sp.?

Ephemera: In einigen Fällen völlig unversehrte Stücke gefunden. Folgende konnten bestimmt werden:

Ephemera vulgata

Euporus sp. (soll wahrscheinlich *Epeorus* heißen)

Odonata: Sowohl Larven als auch Imagines gefunden. In einem Fischteich hatten sehr viele Libellenlarven die Fischbrut vernichtet. Man glaubte zunächst, die Wasseramseln hätten die Jungtiere verzehrt. Bei der Reinigung des Beckens fand man ungeheure Mengen an Libellenlarven im Schlamm.

Bestimmte Arten:

Epithea bimaculata

Agrion puella

Tabelle 18: Die Bestandteile der Mageninhalte von 482 Wasserramseln, nach Untersuchungen von Vollnhöfer (1906).

Für jeden Jahresabschnitt werden die Anzahl der Magen, in denen die betreffenden Beutetiergruppen vorkamen, und die entsprechenden Prozentwerte angegeben.

Mageninhalt	März-Mai	Juni-August	Sept.-Okt.	Nov.-Febr.	Jahr
Gammarus	50= 17,2 %	3= 17,4 %	11= 55,0 %	24= 19,2 %	93= 19,3 %
Ephemeroptera	4= 1,4 %	—	—	3= 2,4 %	7= 1,5 %
Plecoptera	70= 24,1 %	2= 4,3 %	6= 30,0 %	29= 23,2 %	107= 22,2 %
Odonata	—	1= 2,2 %	1= 5,0 %	—	2= 0,4 %
Hemiptera	1= 0,3 %	4= 8,7 %	1= 5,0 %	2= 1,6 %	8= 1,7 %
Coleoptera	14= 4,8 %	11= 23,9 %	10= 50,0 %	7= 5,6 %	42= 8,7 %
Trichoptera	272= 93,5 %	40= 87,0 %	14= 70,0 %	116= 92,8 %	442= 91,7 %
Mollusca	26= 8,9 %	1= 2,2 %	4= 20,0 %	16= 12,8 %	47= 9,8 %
Pisces	17= 5,8 %	4= 8,7 %	3= 15,0 %	17= 13,6 %	41= 8,5 %
Pflanzen- teile	22= 7,6 %	4= 8,7 %	2= 10,0 %	9= 7,2 %	37= 7,7 %
Steinchen	251= 86,3 %	38= 82,6 %	15= 75,0 %	97= 77,6 %	401= 83,2 %
Anzahl Magen	291=100,0 %	46=100,0 %	20=100,0 %	125=100,0 %	482=100,0 %

Rhynchota: Sehr oft festgestellt. Für die Fischbrut sind sie sehr schädlich.
Bestimmt wurden:

Nepa cinerea
Notonecta glauca
Hydrometra sp.?
Aphrophora alni

„Von der letzteren Art 3 total erhaltene Imagines in Magen gefunden. Es handelt sich um zufällig ins Wasser gefallene Exemplare. Die Wasserramseln haben die Tiere aus dem Wasser gefischt.“

Coleoptera: Es wurden 3 Arten festgestellt, die ständig im Wasser leben. Die anderen in den Magen gefundenen Käfer sind zufällig ins Wasser geraten und von den Vögeln herausgefischt worden.

Bestimmt wurden:

Parnus prolifericornis 3—4 mm großer Käfer
Riolus nitens 2 mm großer Käfer

Beide Arten öfter gefunden. Diese leben im Wasser unter den Steinen. Außerdem noch bestimmt:

<i>Chrysomela</i>	Überreste
<i>Tomicus</i> sp.	2 Stück

Mollusca: Sowohl Scherben als auch ganze Gehäuse gefunden. Die Scherben ähneln sehr den Schuppen der Fischreste und können mit diesen verwechselt werden. Unter stärkerer Vergrößerung sieht man aber sofort den Unterschied. Bestimmt wurden:

Ancylus fluviatilis
Limnaea sp.?
Limnaea peregra
Clausalia sp.?
Cionella hibrica

Pisces: Nur in wenigen Magen Skeletteile von Fischen nachgewiesen. Die Teile waren aber so klein (also nur Fischbrut) und zerrieben, daß eine Bestimmung nicht möglich war. Nur in 2 Fällen Eizellen gefunden, doch konnte nicht mit Sicherheit ermittelt werden, ob es sich um Fisch- oder Insekteneier handelt.

Pflanzenteile: Nur wenige Pflanzenreste gefunden. Diese sind zufällig mit der Nahrung aufgenommen worden. Es handelt sich um:

Pflanzenfasern
 Blattreste
 Blattnadeln (wahrscheinlich von zerfallenen Köchern)
 Unkrautsamen, in einigen Fällen.

Steinchen: In jedem Magen wurden Sandsteinchen gefunden. Entweder gelangen diese direkt oder durch die aufgenommenen Köcher in den Magen.

Da im Sommer und Herbst nur wenige, im Frühjahr aber sehr viele Wasseramselmagen untersucht wurden, kann man nur unter Vorbehalt die Angaben aus den verschiedenen Jahreszeiten in Tabelle 18 miteinander vergleichen. Die am häufigsten nachgewiesenen Beutetiere sind die Trichopteren, die besonders im Frühjahr und Winter dominieren. Der Anteil der Coleopteren nimmt dagegen im Sommer und Herbst deutlich zu, im Winter und Frühjahr ab. Gammariden und Mollusken sind im Herbst und Winter am meisten vertreten.

Von den weichhäutigen Beutetieren wurden nur die Plecopteren mit einem höheren Anteil nachgewiesen, die Ephemeropteren nur selten oder nicht. Dipteren wurden nicht festgestellt. Dieser geringe Prozentsatz der weichhäutigen Nahrungstiere entspricht mit großer Wahrscheinlichkeit nicht dem tatsächlichen Nahrungsbild der Wasseramsel. Diese Nahrungstiere werden sehr schnell verdaut oder mindestens aufgelöst, daß man gewöhnlich nichts mehr feststellen kann. Schon Christian Ludwig Brehm (1822) gibt an, daß *Cinclus* „so kleine Insekten frißt und diese so schnell verdaut, daß man die wenigsten erkennen kann“. Innerhalb von 10 Minu-

ten waren Fliegen und Spinnen von Sperlingen verdaut worden, ohne erkennbare Reste zu hinterlassen, wie Mansfeld (nach Dathe 1953) nachgewiesen hat.

Fachentomologen hätten in dem Nahrungsbrei der Magen wahrscheinlich noch mehr Beutetiere (gerade auch die Teile der weichen und kleinen Formen) identifizieren können, als es Vollnhofers vermochte. Dies zeigt der Hinweis von Ulmer (1925), der allein in einem einzigen ihm von Vollnhofers übersandten Mageninhalt drei verschiedene Trichopterengattungen und eine Trichopterenart genau bestimmen konnte.

c) Eigene Feststellungen

Eine Wasseramsel fand ich tot am Ufer, eine andere verunglückte im Netz, die Nestlinge lagen tot im Nest (Tab. 19).

Tabelle 19: Die zur Magenuntersuchung verwendeten Wasseramseln und die Größe der Magen

Nr.	Alter	Datum und Gewässer	Größe der Magen (Länge \times Breite)	
			Proventriculus	Ventriculus
1	ad	Fulda 22. 6. 1967	9 \times 7 mm leer	17 \times 14 mm voll
2	ad	Brend 1. 7. 1967	9 \times 7 mm leer	19 \times 16 mm voll
3	pull 6 Tage	Fulda 15. 6. 1967	—	—
4	pull 5 Tage	Ulbach/Kinzig 3. 5. 1969	—	21 \times 15 mm sehr voll
5	pull 13 Tage	Haune 17. 4. 1967	8 \times 7 mm leer	18 \times 15 \times 11 mm voll
6	pull 4 Tage	Fulda 4. 7. 1967	—	17 \times 12 \times 10 mm voll
7	pull 19 Tage	Döllbach 18. 4. 1967	—	20 \times 15 \times 13 mm sehr voll

(1) Ergebnis der Untersuchung der Magen- und Darminhalte

Proventriculus, Ventriculus und anschließender Darmabschnitt wurden entnommen und deren Inhalt in alkoholische Lösung gebracht.

Proventriculus: Meist leer, in einem befinden sich einige Gliedmaßenanteile von Käfern.

Ventriculus:

- Nr. 1 = Viele braune Teilchen (die meisten 0,1—0,5 mm lang) bilden den Mageninhalt. Sie stammen von Trichopterenlarven, worauf die Färbung und die Form der Gliedmaßenstücke (0,5—2 mm lang) hinweisen.

Eine Trichopterenlarvenhülle mit Gliedmaßen an den Thoraxsegmenten, gepreßt und verschlungen, lappig. Eine Kopfkapsel teilweise erhalten (1 mm breit). Viele Steinchen (0,5—1,5 mm lang).

- Nr. 2 = Viele dunkelbraune Teilchen, meist 0,2—1,5 mm groß, bilden den Mageninhalt.

6 noch deutlich zu erkennende Trichopterenlarvenhäute als Hüllen ohne Eingeweide erhalten (sind zusammengepreßt und gefaltet, Gliedmaßen und Thoraxhautskelett noch zusammenhängend mit abdominaler Haut). Jede Larvenhaut 6 mm lang. Die 6 Kopfkapseln liegen getrennt, jede 1 mm breit und 2 mm lang.

Von einer Imago (welche Tiergruppe?) die 2 gefalteten und teilweise zerstörten häutigen Flügel. Wenige kleine Steinchen.

- Nr. 3 = Bräunliche einheitliche Masse. Teilchengröße meist 0,3 mm.

Eine Trichopterenlarve (aus Röhrenköcher) noch zu erkennen: Kopf und Thorax noch gut erhalten, Abdomen größtenteils verdaut.

Eine Trichopterenimago, noch nicht ganz zersetzt, besonders die Flügel noch erhalten.

Wenige kleine Steinchen.

- Nr. 4 = Reste von Ephemeropteren:

Ecdyonurus spec., *Rithrogena* spec.

Epeorus spec. häufig (Nymphen, schon in Bereitschaft zu schlüpfen, Flügelscheiden weit ausgebildet.).

Baetis rhodani: mehrere Nymphen in Teilchen, Flügelscheiden geöffnet und Flügel teilweise ausgetreten. Dies weist darauf hin, daß die Tiere sich am Ufer kurz vor dem Schlüpfen zur Subimago befanden, als der Vogel sie erfaßt hat.

Trichopteren:

2 Kopfkapseln (2 mm breit — 2,5 lang),

Gammarus fossarum:

1 Exemplar gut erhalten, 6 mm lang. In den Extremitäten befinden sich noch Fetttröpfchen mit orangefarbenen Karotinoiden.

1 Exemplar *Gammarus fossarum* in Teilen.

- Nr. 5 = Sehr viele schwarz und dunkelbraune Teilchen.

Coleopteren:

Etwa 5 Käfer, viele Teilchen.

Trichopteren:

2 häutige Außenskelette von Larven stark verdaut, gedreht und gepackt. Viele Stücke von Köcherfliegenlarven aus Röhrenköchern (Kopfkapsel- und Thoraxstücke).

Steinchen: Größtes 3—4 mm, kleinstes 0,5 mm.

- Nr. 6 = Trichopteren:

Teilchen von Imagines, besonders von Flügeln, Larve mit Gehäuse.

Dipteren:

Nematocera (Imago)

Ephemeropteren:

Baetis-Larve im Stadium der Nympe kurz vor dem Schlüpfen (Flügel-scheiden geöffnet, Flügel teilweise austretend).

Coleopteren:

Flügeldecke von einem Käfer: *Lesteva* (lebt am Ufer, auf Steinen und Moos).

D u o d e n u m :

Nr. 1 = Stückchen von Flügeln 1 mm lang, Gliedmaßenstückchen 0,5—1 mm, Steinchen 0,5—1,5 mm lang und breit, Teilchen meist 0,1—0,5 mm lang.

Nr. 3 = Pflanzenfaser 8 mm lang, Gliedmaßenstückchen und Thoraxteilchen von Trichopteren, Federchen (5 mm lang) wahrscheinlich von der Wasserramsel. Teilchen meisten 0,1—0,5 mm lang.

(2) Der Bau des Wasserramselmagens im Vergleich mit den Magen anderer Vögel

Der Drüsenmagen (Proventriculus) ist ein drüsenreicher, aber nur mit schwacher Muskulatur versehener spindelförmiger bis rundlicher Sack. Besonders hervortretende Mündungsporen von Drüsen oder auffallende Drüsenfelder sind nicht zu erkennen. Zur Speiseröhre (Ösophagus) und zum Muskelmagen hin ist eine deutliche Ringfaltung ausgebildet.

Der Muskelmagen (Ventriculus) besitzt eine relativ dicke Muskelwand, die an der Schmalseite wulstartig ausgebildet ist und hier maximal 4 mm mißt.

Im Inneren fällt die relativ rauhe, braune keratinoide Schicht auf. An der Zeichnung (Abb. 20) ist zu erkennen, wie sie sich am Magenein-

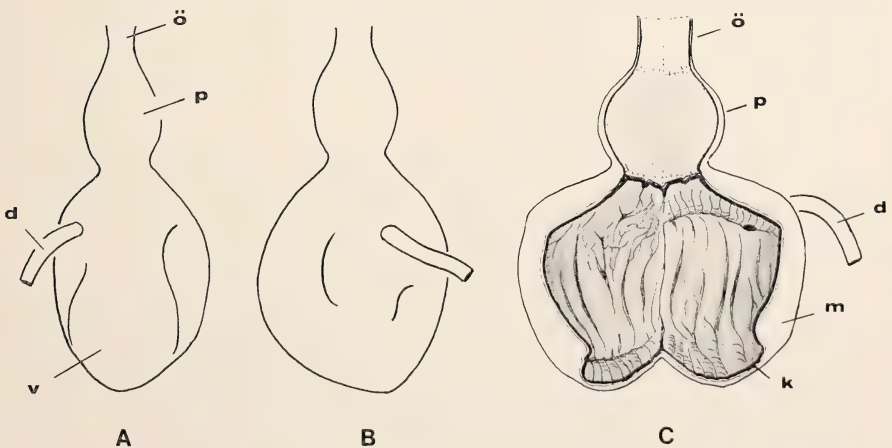


Abb. 20: Magen einer Wasserramsel. A und B von außen, C aufgeschnitten und aufgeklappt.

ö Ösophagus, p Proventriculus, v Ventriculus, m Muskelwulst, k keratinoide Schicht, d Duodenum.

gang — wahrscheinlich als Folge der Lagerung in Alkohol — zu lösen beginnt. Viele größere und kleinere Längsfalten und -furchen gliedern die Oberfläche der Innenschicht. Besonders auffallend sind zwei größere Querfalten. Eine erkennt man im hinteren Magenabschnitt, die andere ist in dem Endabschnitt ausgebildet. In ihr liegt der Ausgang zum Zwölffingerdarm (Duodenum). Vielleicht unterstützt sie wie bei manchen Vogelarten die Funktion des Pförtners. Die keratinoide Schicht und die Muskulatur der Magenwand sind für die mechanische Zerkleinerung der mit einem harten Außenpanzer versehenen Insekten und Krebstiere als auch der hartschaligen Mollusken notwendig. Steinchen und die scharfkantigen Bruchstücke der Chitinpanzer und Schalenstücke unterstützen die Mahltätigkeit der Ventriculuswandung.

Die Wasseramsel gehört also nach der Ausbildung und Funktion ihres Magens in die Gruppe der Vögel, die sich zum Teil von stark gepanzerten Arthropoden und schalentragenden Mollusken ernähren und einen gut entwickelten Muskelmagen haben. Zusammen mit den Körnerfressern stehen diese jenen Vögeln gegenüber, die einen weichhäutigen und dehnbaren Ventriculus aufweisen, keine eingehende mechanische Verdauung zeigen und sich von wenig resistenter Kost ernähren (vergl. Stresemann 1927—1934, p. 160).

Schon Chr. L. Brehm (1822) beschrieb die Magen von *Cinclus*: „Der Vormagen schlauchartig, voll Drüsen. Der eigentliche Magen klein, fleischig, inwendig harthäutig. — Kleine Kieskörner enthält der Magen dieses Vogels immer“.

Nach Vollnhofer (1906) zeigen die relativ dicke Muskelwand des Ventriculus und die darin regelmäßig anzutreffenden Steinchen, daß der Wasseramselmagen zur Verdauung von harter Nahrung eingerichtet ist: stark chitinisierte Insekten, Larven in Köchern und Mollusken mit Schalen. Wenn *Cinclus* ein spezieller Fischverzehrter wäre, müßte er einen dünnwandigen Magensack haben.

Sehr selten fand Vollnhofer leere Magen (von 482 nur 6!). Er schloß daraus, daß die Wasseramseln täglich sehr viel Nahrung zu sich nehmen. „Die Wasseramsel frißt den ganzen Tag fortwährend. Aus der großen Zahl der Nahrungsteile ist eine unaufhörliche Nahrungsaufnahme zu folgern. Jederzeit abgeschossene Vögel hatten Nahrung im Magen.“ Dies ist deshalb notwendig, weil die Beutetiere zum größten Teil aus Hautpanzern oder Gehäusen bestehen, die unverwertbar sind. Also muß der Vogel viel mehr Beutetiere aufnehmen als andere Vögel, die weichere Nahrung verzehren wie z. B. die von Fischen lebenden.

d) Zusammenfassung und Diskussion

Die unter a) und b) dargelegten Ergebnisse der Magenanalysen sind nur bedingt vergleichbar. Viele Einzeluntersuchungen wurden von verschiede-

nen Personen vorgenommen und mit unterschiedlicher Genauigkeit. Während zum Beispiel Baer (3, s. Tab. 16) und Schlegel (28) sehr genaue Beschreibungen der Mageninhalte veröffentlichten, sind die anderer Autoren unsicher und möglicherweise falsch. Ob Morbach (23) wirklich „Wasserflöhe“ also *Daphnia*, „Würmchen“ (vielleicht Insektenlarven?) und „Spannerraupe“ fand, ist fraglich. Vollnhöfer hat versucht, das umfangreiche Material genau zu bestimmen. Erfahrene Entomologen hätten allerdings exaktere Angaben zur systematischen Zugehörigkeit der Tiere erarbeiten können.

Wie bei der Speiballenanalyse wurden auch hier Landtiere und biotopfremde Beutetiere festgestellt. Das weist darauf hin, daß *Cinclus* diese am Ufer gefangen oder aus dem Wasser aufgenommen hat, in das die Tierchen zufällig geraten waren. Verschiedene Beutetiere beweisen, daß *Cinclus* gerade die Stadien, die zum Schlüpfen an die Wasseroberfläche kommen, aus dem Wasser kriechen und gerade ausschlüpfen (bei Ephemeropteren aus der Nymphe zur Subimago) erbeutet.

Wichtig ist der sichere Nachweis von *Formica* in 2 Fällen (und ein weiterer möglicher Fund) als Bestandteil des Mageninhaltes. Neben Insekten mit stärker chitinierten Hautpanzern und Köchern sowie Mollusken wurden bei den Magenuntersuchungen im Gegensatz zu den Speiballenanalysen auch mehrere weichhäutige Formen nachgewiesen. Dies — besonders aber der Nachweis von Würmern z. B. der sehr weichen Planarien — ist nur so zu erklären, daß die Wasserramseln kurz nach dem Verzehren dieser Tiere geschossen und die Magen bald danach präpariert worden sind. Auch die gefundenen großen Beutetiere wie „*Atherix*-Larve 20 mm“, „*Stenophylax*-Larve und Gehäuse etwa 15 mm lang“ — dürften gerade vor dem Abschluß von den Vögeln aufgenommen worden sein, sonst hätte man sie nicht mehr vollständig erhalten vorgefunden.

Wie die beiden Tabellen (Tab. 17 u. 18) zeigen, überwiegt der Anteil der harten Nahrung über den der weichen um das Dreifache. Entspricht dieses Verhältnis der wirklichen Nahrungszusammensetzung? Die Anatomie des Magens weist ja auf harte Nahrung hin. Nach den Sichtbeobachtungen und Halsring-Untersuchungen zu urteilen, fängt *Cinclus* aber auch sehr viele weichhäutige Beutetiere. Die weiche Nahrung wird sehr rasch verdaut und ist auch bei zahlreichen Magenuntersuchungen nicht mehr vollständig nachweisbar. Die vielen kleinen Trichopterengehäuse in den Magen beweisen, daß *Cinclus* diese zarten Trichopterenlarven mitsamt ihren Köchern verzehrt. Die größeren Arten oder Individuen werden in der Regel aus ihren Gehäusen geholt und ohne diese aufgenommen. Auch andere vergleichbare Vogelarten nehmen Trichopterenköcher mit der Nahrung auf. Norlin (1965) fand Pflanzenteile und gleichmäßig große Steinchen in den Magen von Limikolen. „Sie dürften von den Wohnröhren der Trichopteren-Larven herkommen. Solche fand ich in halb aufgelöstem Zustand in mehreren Magen“.

Steinchen wurden regelmäßig und sowohl in vollen als auch leeren Magen der Wasseramseln festgestellt. Dies läßt darauf schließen, daß Steinchen zur Zerkleinerung der Nahrung dienen.

Die Magen der zu allen Tageszeiten geschossenen Vögel, die Vollnhofers untersuchte, enthielten mit wenigen Ausnahmen stets Nahrungsteile. *Cinclus* scheint demnach mehr Nahrung zu sich zu nehmen als andere Vogelarten, offenbar deshalb, weil die Beutetiere viele unverdaubare Hartteile enthalten.

5. Kotuntersuchungen

a) Allgemeines

Man kann durch Feststellung des Kotes beurteilen, ob Wasseramseln in einem Gewässer vorkommen und wo ihre Reviere, Ruheplätze, Nahrungsplätze und manchmal auch die Brutplätze sind. Findet der Beringer frischen Kot, wird er „mit bester Aussicht auf Fangerfolg sein Spannetz über den Bach hängen“ (Sunkel 1940). Der Kot der Wasseramsel ist leicht an seinem Umfang zu erkennen. Während die Exkremente von *Motacilla cinerea* und *alba* nur kleine 1—2 cm große Kotflächen bilden, hinterläßt *Cinclus* viel größere weiße Kotkleckse. Durchschnittlich sind die Kotflächen 3—6 cm lang und 1—3 cm breit, oft auch 1—2 cm breit und bis 10 cm lang. Mancher Kot fließt nämlich ein Stück an der Steinseite herunter. Die Exkremente der Wasseramsel sind relativ flüssig, wahrscheinlich wegen des hohen Wassergehaltes der Beutetiere. Der relativ flüssige Kot wird, wie bei Käfigvögeln zu sehen war, nach kurzem unruhigem Trippeln mit den Beinen und Drehbewegungen des Körpers, schließlich nach Heben des Hinterkörpers abgestoßen. Oftmals schien es, als ob sich der Vogel dabei so ausrichtete, daß der Kot ans Ufer oder einen größeren Stein spritzte. Dient der Kot bei *Cinclus* vielleicht der Markierung des Reviers?

Wasseramselkot ist relativ schwer. Ein brütendes Weibchen gab, als es in Nestnähe gefangen wurde, eine Kotmenge von 1,05 g ab. Zehn Kotballen von Nestlingen wogen 0,1—1,8 g.

b) Ergebnis der Kotanalyse

Insgesamt wurden 30 Kotballen von Nestlingen und 40 frische, also noch flüssigweiche, Kotkleckse von Steinflächen entnommen. Sie kamen in 70 % alkoholische Lösung. Gesammelter trockener Kot läßt sich nur schwer auflösen und untersuchen. Der gelöste Kot wurde zur Untersuchung in Schälchen mit Millimeterskala gegeben und unter dem Binokular betrachtet.

Kot von Altvögeln

Allgemein stellte ich eine flockige, lockere Grundmasse mit feinen Teilchen, die kleiner als 0,5 und 0,1 mm waren, fest. Darunter befanden sich auch größere Gliedmaßenteile, Hautpanzersegmente oder deren Stücke mit

einer Größe von 0,5—2 mm. Auch die größeren Teile waren weich, dünn und z. T. zerfetzt. Mancher Kot enthielt viele Chitinteile. In solchem waren vor allem die stark pigmentierten Käfergliedmaßenteile mit Krallen, Elytrenstücke sowie häutige Flügel ganz und in Teilen zu erkennen. Einmal fand ich ein vollständiges Beinskelett von einer Trichoptere, 4 mm lang. Der im Winterrevier des Aschenbaches (Nebenfluß der Nüst) vom 13.—27. 1. 1967 gesammelte Kot war sehr feinteilig und hellbraungelblich. Er enthielt nur sehr wenige größere Teilchen, z. B. 2—5 mm lange Pflanzenfasern. Daß diese Wasserramseln vorwiegend Gammariden verzehrt hatten, konnte aus den Speiballen, die zur gleichen Zeit in dem Revier gesammelt wurden, erkannt werden. Der Kot bestand ebenfalls aus Gammaridenteilchen, die aber viel kleiner waren als die in den Speiballen ermittelten.

Kotballen der Nestlinge

Die von Hüllen umgebenen Kotballen enthielten Teilchen der Beutetiere von derselben Größe wie in dem Altvogelkot. Wie die Tab. 20 zeigt, bilden die mittelgroßen Gliedmaßenteile und Hautpanzerstücke die größten Anteile in Speiballen und Mageninhalten. Im Kot überwiegt die flockige lockere Masse der Feinteile. Steinchen sind zahlreich in Speiballen und Mageninhalten. Im Kot dagegen findet man nur wenige sehr kleine Steine.

Tabelle 20: Vergleich der Bestandteile in Speiballen, Mageninhalt und Kot

Bestandteile und deren Größe	Speiballen	Mageninhalt	Kot
Feinteile, 0,1—0,5 mm und kleiner	viele, harte Stückchen	großer Anteil	größter Anteil, flockig lockere Masse
Gliedmaßenteile, Panzerstücke u. a. 0,5—2 mm	größter Anteil	größter Anteil	Chitinteile, aber weich und dünnwandig
Größere Teile, Ganze Tiere, Rümpfe, Köcher	großer Anteil	viele	fehlen
Steinchen	häufig, z. T. sehr viele 2-3, bis 5 mm	viele, z. T. weniger 2-3, bis 5 mm	wenige, 0,1—0,5 mm und kleiner, selten bis 1 mm

Zusammenfassend wird festgestellt, daß die Kotuntersuchungen nur einen sehr geringen Einblick in das Nahrungsspektrum gewähren. Es ist lediglich möglich, die großen Beutetiergruppen, die Coleopteren und Trichopteren,

aufgrund der größeren und mittelgroßen Teile (besonders Gliedmaßeanteile) zu unterscheiden. Gammaridenteile sind viel mehr zerlegt worden bei der Passage durch den gesamten Darmtrakt und liegen im Kot in sehr feiner Zerteilung vor. Dathe konnte im Mauerseglerkot „Kerbtiere von der Größenordnung grob gemahlenen Pfeffers“ (1951) und „mit einer Ausnahme nur robuste Käferreste“ (1953) nachweisen.

Ein wichtiges Ergebnis dieser von Dathe bei *Apus apus* ausgeführten Kotanalyse ist die Feststellung, „daß die unverdaulichen Chitinteile nicht, wie wir es sonst bei vielen Insektenfressern kennen, als Gewölle ausgeworfen werden, sondern daß sie den Darm passieren und den Vogelkörper durch den After verlassen“. Für *Cinclus* trifft diese Feststellung nicht zu. Die Analyse der Speiballen wies nach, daß die harten Teile der Nahrung ausgespien werden, die Kotuntersuchung ergab unverdauliche Stückchen in Menge in den analen Ausscheidungen. O. und M. Heinroth (1926) fanden bei ihren Aufzuchtvögeln später alle unverdaubaren Hartteile der Nahrung im Kot. Wahrscheinlich fütterten sie die Jungvögel ausschließlich mit weicher Nahrung. Im Gegensatz dazu gaben meine aufgezogenen Wasseramseln regelmäßig bei der Fütterung mit *Tenebrio molitor* und *Gammarus* Speiballen ab. Auch der Kot enthielt zahlreiche Hautpanzerteilchen dieser Tiere.

Nach den Untersuchungen der Speiballen, der Mageninhalte und des Kotes steht fest, daß die Wasseramsel die Hartteile der Nahrung sowohl zerkleinert im Kot als auch weniger zerlegt in Speiballen ausscheidet. Vielleicht werden relativ dünne Außenskelette und geringe Mengen solcher Hartteile mit dem Kot den Körper verlassen, stärker sklerotisierte Hautpanzer und höhere Anteile an unverdaulichen Bestandteilen in der Nahrung aber als Speiballen ausgestoßen.

6. Nahrungsuntersuchungen mittels der Halsringmethode

a) Die Anwendung dieser Methode

Die erstmals von Kluijver bei Staren angewandte Halsringmethode ist auch bei anderen Vogelarten zur Feststellung der Nestlingsnahrung verwendet worden.

Bisher wurden Halsring-Untersuchungen an *Cinclus* nur von Klaas und König, und zwar mit wenigen Nestlingen durchgeführt. C. K l a a s (briefl., 1967) hat als erster am 4. 5. 1947 an einem Nest, aber ohne Erfolg, Aluminiumringe verwendet (Weilbach/Taunus).

Die erste Reihenuntersuchung hat C. K ö n i g im Frühjahr 1962 an 23 Nestlingen in 5 Nestern (mittlerer Schwarzwald und Schwäbische Alb) durchgeführt. Die wichtigsten Ergebnisse hat er mir zur Auswertung zur Verfügung gestellt. König verwendete Ringe aus Klingeldraht mit Plastiküberzug, ca. 1 mm dick und ca. 5—6 cm lang. Er legte die Ringe meist vormittags und maximal 2 Stunden am Tag um. Bei etwa 15 % der Versuchstiere fand er kein Futter vor, was er auf zu locker sitzende Ringe zurückführte.

Die Halsring-Methode habe ich in der Brutzeit 1967 (Vorversuch an einem Nest 1966) angewandt, um die Zusammensetzung der Nestlingsnah-

rung festzustellen. Eine solche Untersuchung war bei *Cinclus* durch folgende Umstände schwieriger als bei anderen Vogelarten auszuführen:

Die Nester befanden sich weit voneinander entfernt in verschiedenen Gewässern an unterschiedlichen Niststellen. —

Eine entsprechende Ausrüstung (z. B. hohe Stiefel, Käscher u. a.) mußte ständig mitgeführt werden oder beschafft werden (z. B. Leiter), um an die über strömendem oder tiefem Wasser befindlichen Nester zu gelangen. —

Zur Durchführung der Halsring-Methode war es zunächst notwendig, in vielen Revieren Nistkästen anzubringen, weil die Nester zu locker in den natürlichen Niststellen saßen oder an zu ungünstigen Stellen errichtet worden waren. Schon zur Brutzeit 1967 hatten viele Brutpaare die Kästen bezogen, sodaß die Methode angewandt werden konnte. —

Die Untersuchungen an den Nestlingen mußten, um die Brut nicht zu gefährden, so durchgeführt werden, daß Anwohner und Passanten (besonders Kinder und Jugendliche) nichts bemerkten. —

Ältere Nestlinge verlassen bei Störungen das Nest. Bei der Anwendung der Methode an zwei dafür günstigen Brutten habe ich einen Käscher unter den Kasten angebracht und die springenden Jungvögel mehrfach aufgefangen, bis sie sich beruhigt hatten und im Nest blieben. —

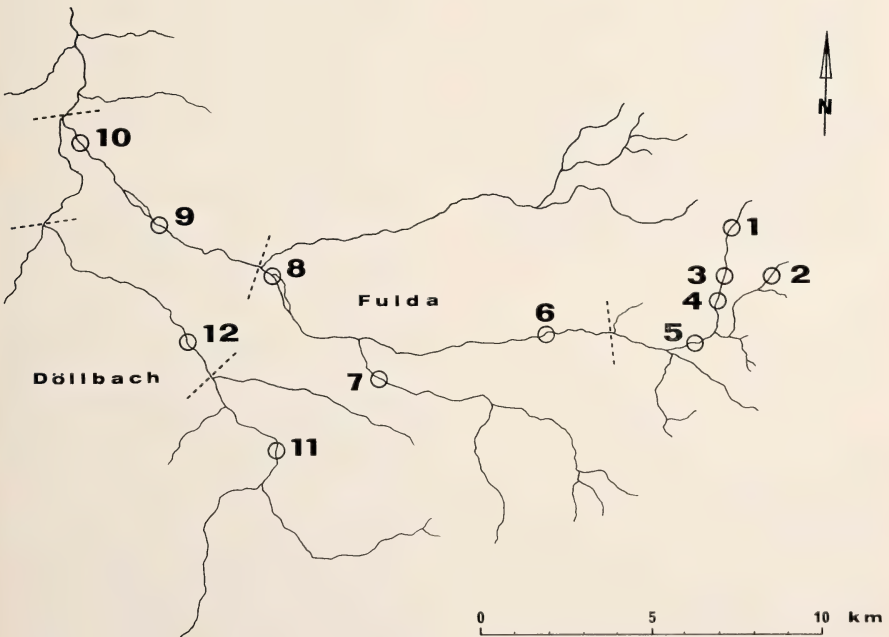


Abb. 21: Wasseramselreviere (1—12) in denen Halsring-Untersuchungen und Benthosanalysen zur Brutzeit 1967 durchgeführt wurden.

Die gestrichelten Linien sind die Grenzen der Gewässerregionen: 1—5 Reviere im Epirhithral; 6—8 und 11 = Reviere im Metarhithral; 9, 10 und 12 = Reviere im Hyporhithral.

Halsring-Untersuchungen an Nestlingen habe ich in 14 Brutrevieren vorgenommen. Wie die Abbildung 21 zeigt, liegen die dazu ausgewählten Reviere in verschiedenen Flußregionen:

- Epirhithral Fulda: 5 Brutreviere, Nr. 1—5
- Metarhithral Fulda: 3 Brutreviere, Nr. 6—8
- Hyporhithral Fulda: 2 Brutreviere, Nr. 9—10
- Metarhithral Döllbach: 1 Brutrevier, Nr. 11
- Hyporhithral Döllbach: 1 Brutrevier, Nr. 12

Außerdem konnten an einem Nest im Epirhithral des Elsbaches (Hochrhön) = Nr. 13 und an einem weiteren Nest im Hyporhithral der Haune = Nr. 14 weitere Halsringproben zum Vergleich gesammelt werden.

Die Halsringe habe ich aus dünnem Elektrokabel (mit buntem Plastiküberzug) von 2 mm Durchmesser hergestellt. Die verwendeten Kabelstückchen waren bei

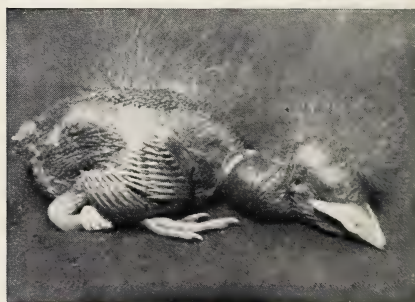


Abb. 22: Nestlinge mit umgelegten Halsringen und durch aufgenommene Nahrung verdicktem Hals.

Oben = 2 Tage alt, Fulda (Altenfeld)
31. 5. 1967.

Mitten und unten = 5 Tage alt, Feldbach
8. 5. 1967.

Abb. 23: 10 Tage alter Nestling mit Halsring. Durch Massieren des Halses und der Kehle in Richtung zum Schnabel würgt er die aufgenommene Nahrung aus, Haune (Werthes-Mühle 15. 4. 1967).



kleinen Nestlingen etwa 4,5 und bei älteren 5—6 cm lang. Sie wurden zunächst fest um ein entsprechend dickes Aststück gebogen und erhielten so eine gleichmäßige Rundung. Zur Verwendung wurden die Ringe durch Umbiegen der freien Kabelenden geöffnet, dem Nestling um den Hals gelegt und so weit als möglich wieder geschlossen. Die freien Enden lagen im Nacken dicht nebeneinander (Abb. 22).

Die Entnahme des Futters erfolgte durch Massieren des Halses in Richtung zum Schnabel, wobei der Vogel fast alle aufgenommenen Beutetiere auswürgte (Abb. 23). Mit der Pinzette entnahm ich aus Rachen und Mundhöhle zurückgehaltene Stücke. Meistens hingen die Nahrungstiere als eingespeichelter Ballen zusammen (Halsringprobe). Darauf wurde der Drahtring entfernt und der Nestling wieder ins Nest zurückgebracht.

Die entnommene Nahrung wurde in bereitgestellte Fläschchen (70 % Alkohol) gegeben und diese gekennzeichnet. Die Bestimmung der Beutetiere erfolgte in der limnologischen Flußstation in Schlitz. Die meisten Organismen waren noch gut erhalten und konnten mit Unterstützung der Entomologen bis zur Art bestimmt werden. Durch Beschädigung beim Fang und die Behandlung durch den Altvogel war bei manchen Beutetieren eine einwandfreie Bestimmung nicht mehr möglich (Abb. 24—27, 31—34).



Abb. 24: Halsringprobe 4. 6. 1967 Fulda (Löschnerod).
13 *Baetis* spec. Imagines ♂ und ♀, 10 *Baetis* spec. Larven, 9 Leptophlebiidae Imagines, 1 *Dinocras cephalotes* Imago, 1 Diptera-Imago, 1 *Rhithrogena semicolorata* Imago.



Abb. 25: Halsringprobe 4. 6. 1967 Döllbach (Rothemann).
4 Limnophilidae Larven (ohne Köcher).



Abb. 26: *Gammarus* spec. aus Halsringproben und Benthosanalysen. Unten rechts *Gammarus roeseli*. Skala in Millimetern.



Abb. 27: Diese Larve von *Dinocras cephalotes* war das größte in den Halsringproben gefundene Beutetier. Seine Länge — einschließlich der aus dem Schnabel des 10 Tage alten Nestlings ragenden Cerci — betrug 43 mm, Fulda (Eichenzell) 13. 5. 1967.

Insgesamt habe ich 247 mal Nestlingen einen Halsring umgelegt (1966 = 7 Nestlinge, Vorversuch; 1967 = 240 Nestlinge, darunter verschiedene Bruten mehrfach). Trotz größter Vorsicht starben bei der Untersuchung 2 Nestjunge, wobei es sich offenbar um ein krankes (Nesthäkchen) und ein verletztes Tier handelte.

Die Halsring-Untersuchungen wurden zu verschiedenen Tageszeiten durchgeführt, die meisten zwischen 9—13 und 15—19 Uhr. In der Regel habe ich die Halsringe zwei Stunden belassen. Um die Jungvögel nicht übermäßig zu beeinträchtigen, legte ich bei derselben Brut pro Tag nur einmal Halsringe an. Bei den 247 Einzeluntersuchungen an Nestlingen konnten bei 128 Futter entnommen werden. Im Gegensatz zu ähnlichen Untersuchungen bei anderen Vogelarten, bei denen man die Halsringe nur bestimmten Altersgruppen von Nestlingen angelegt hatte, habe ich versucht, möglichst von allen Altersstufen Halsringproben zu erhalten.

Die Gründe dafür, daß bei 119 Nestlingen kein Futter festgestellt wurde, waren verschiedener Art:

Die Ringe waren nicht fest genug umgelegt worden oder hatten sich gelockert. Die Nahrung war verschluckt worden.

Die Altvögel hatten nicht gefüttert, weil die Nestlinge nicht richtig sperren (infolge Sättigung bzw. zu festes Anliegen der Ringe am Hals) oder weil sie wegen der Menschen, die sich in Nestnähe aufhielten (Angler, Spaziergänger) kein Futter überbringen konnten.

Die Nestlinge waren zu jung oder zu alt. Bei sehr kleinen Nestvögeln konnte die winzige Nahrung durchrutschen. Bei zu alten wurde das überbrachte Futter nicht mehr im Rachen festgehalten, sondern infolge der intensiveren Bewegungsaktivität und durch das Bettelrufen ausgespien, es fiel ins Wasser oder in das Nest. Auch lockerten sich in wenigen Fällen bei älteren Nestlingen die Ringe infolge der Bewegungen, der nun stärkeren Muskulatur und Befiederung des Halses. Das Futter wurde verschluckt.

b) Untersuchungsergebnisse

(1) Überblick der Beutetiergruppen

In den 128 gesammelten Futterballen konnten 950 Beutetiere festgestellt werden (Tab. 21). Eine Bestimmung der systematischen Zugehörigkeit war bei 897 Exemplaren möglich. Viele Tiere waren noch so gut erhalten, daß die Bestimmung bis zur Art gelang.

Die Ephemeropteren bildeten den Hauptteil der Nestlingsnahrung. Auffallend war der geringe Anteil der Gammariden (Abb. 26) und Coleopteren — im Gegensatz zu den Befunden bei Speiballen und Magenanalysen. Daß die Wasserramseln nicht nur Wassertiere erbeuteten, zeigt z. B. die Gruppe der 14 Blattflöhe (*Psylla* spec., Rhynchota).

Die genauen Beutetierlisten werden später besprochen.

Tabelle 21: Die durch Halsring-Untersuchungen nachgewiesenen Beutetiere

Isopoda	1 Beutetiere
Amphipoda	4 Beutetiere
Araneae	1 Beutetiere
Ephemeroptera	603 Beutetiere
Plecoptera	57 Beutetiere
Rhynchota	14 Beutetiere
Hymenoptera	1 Beutetiere
Coleoptera	2 Beutetiere
Planipennia	4 Beutetiere
Trichoptera	104 Beutetiere
Diptera	101 Beutetiere
Gastropoda	4 Beutetiere
Teleostei	1 Beutetiere
Bestimmt insgesamt	897 Beutetiere
Unbestimmbar waren	53 Beutetiere
<hr/>	
In allen Halsringproben befanden sich insgesamt	950 Beutetiere

(2) Die Beutetierarten in Beziehung zum Alter der Nestlinge

Abbildung 28 zeigt, daß die Ephemeropteren in den ersten Lebenstagen die fast ausschließliche Nahrung waren und später weniger verfüttert wurden. Auch kleine Dipteren (Imagines meist) wurden am 1. und 2. Tage gebracht, in den nächsten Tagen mehr. Trichopteren (freilebende Larven und Köcherlarven) verfütterten die Altvögel erst vom 3.—6. Tage an, später in größerem Anteil an 7—13 Tage alte und ältere Nestlinge. Die Abbildung macht deutlich, wie die am 1. und 2. Tage recht gleichartige Nahrung (nur 2 Gruppen vertreten) bis zum 7.—13. Tage verschiedenartiger wurde (6 systematische Gruppen vertreten).

(3) Größe und Gewicht der Beutetiere in Beziehung zum Alter der Nestlinge

Die durchschnittliche Länge der Beutetiere änderte sich mit zunehmendem Alter der Jungen. Bei den 1—2 Tage alten fand ich sehr kleine und zarte Insekten (meist Imagines) von 2—7 mm Länge. Bei 4—7 Tage alten konnte ich bis 10 mm und bei 7—10 Tagen alten und älteren Nestlingen bis 22 mm lange Beutetiere, besonders Trichopterenlarven aus Röhrenköchern (Abb. 25) feststellen. Ein Nestling hatte eine 29 mm (ohne Cerci) lange dicke *Dinocras*-Larve (Abb. 27) in Rachen und Mundhöhle, als ich zum Nest zurückkam.

Insgesamt habe ich 100 Halsringproben gewogen. Zum Wiegen wurden die in Fläschchen mit 70 % alkoholischer Lösung aufbewahrten Beutetiere jeder Probe zunächst so lange auf Filterpapier von Stelle zu Stelle verlagert, bis das Papier unter den Tierchen nicht mehr feucht wurde.

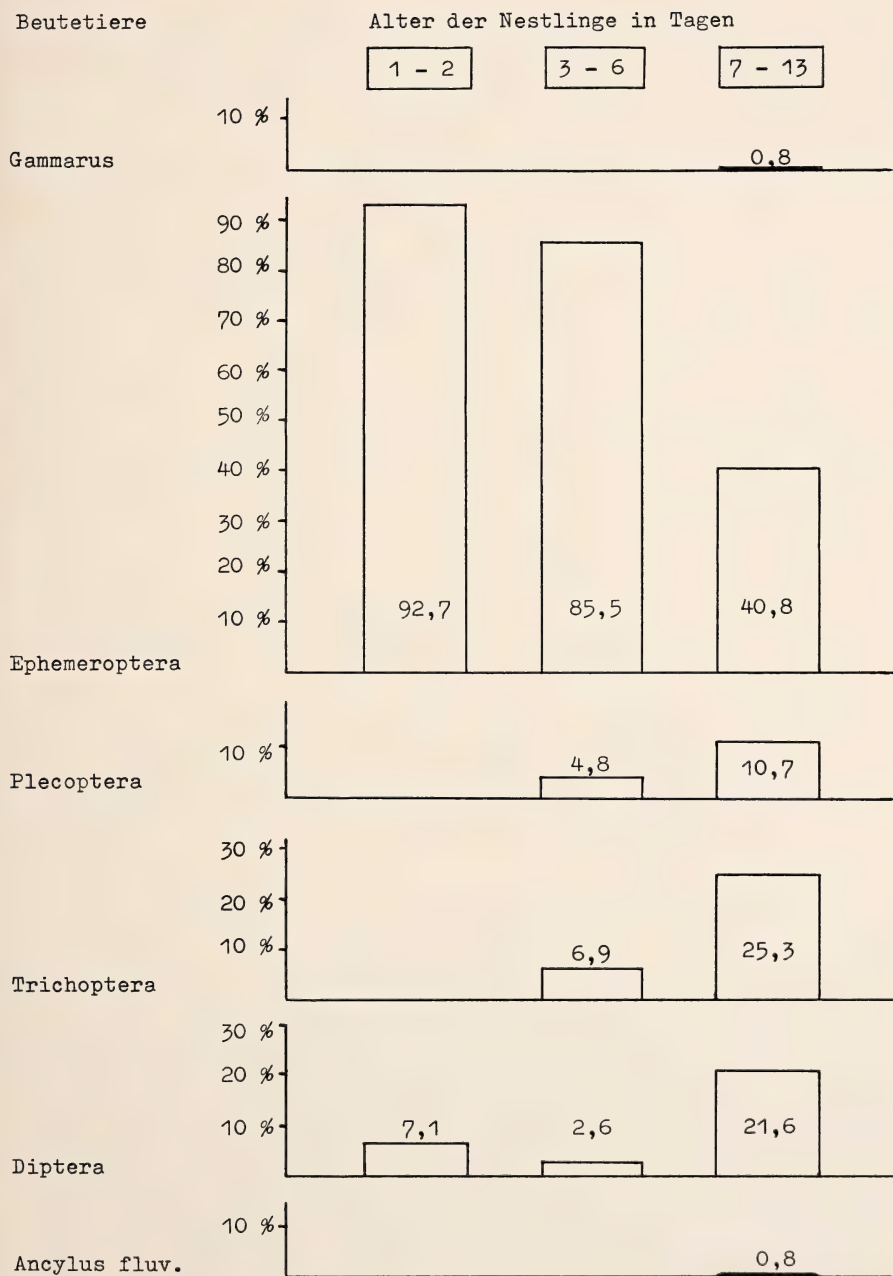


Abb. 28: Die Zusammensetzung der Nahrung nestjunger Wasseramseln in Abhängigkeit von deren Alter (Halsring-Untersuchungen).

Das Gewicht der Halsringproben nahm von durchschnittlich 0,01 g am 1. Tage gleichmäßig zu bis 0,55 g am 14. Tage (Ende der Halsring-Untersuchungen). Daß die übergebene Futtermenge auch manchmal sehr groß sein konnte, zeigt eine Halsringprobe von 1 g am 10. Lebenstag eines Nestlings an.

Auch die Zahl der Beutetiere in den Halsringproben änderte sich im Laufe der Nestlingszeit. In den ersten Tagen fand ich nur wenige kleine Tierchen, nach einigen Tagen (z. B. 5. Lebenstag) bis 20 Exemplare kleiner Beutetiere im Rachen als Ballen eingespeichelt. Später bei 7—10 Tage alten konnte ich meistens nur 1 oder wenige große Beutetiere entnehmen, z. B. große dicke Trichopterenlarven.

(4) Sonstige Bestandteile in den Halsringproben

Außer den Beutetieren fand ich in einzelnen Proben noch andere Bestandteile:

- 1 Kieselsteinchen,
- 2 Moosstengelchen,
- 1 Wurzelfaser 10 mm lang,
- 1 Längsstreifen von faulenden Gramineenblättern 6 cm lang, 1 mm breit,
- 1 weiterer solcher Streifen 4 cm lang in einer anderen Probe,
- 4 kleine Samen (Umbelliferen?) in verschiedenen Proben,
- 1 Fichtennadel

Bei diesen Bestandteilen der Nahrung dürfte es sich um beiläufig und zufällig aufgenommenes Material handeln, wie es auch schon bei Speiballen und Magenanalysen festgestellt wurde.

7. Vergleich der Ergebnisse der Halsring-Untersuchungen mit Benthosanalysen

a) Allgemeine Anmerkungen

Die Untersuchungen der Nahrung der Vögel bedürfen einer gleichzeitigen Analyse des Nahrungsangebotes. „Erst auf Grund von quantitativen Untersuchungen über den Tierbestand des Nahrungsraumes, die mit Nahrungsstudien kombiniert werden, können wir die Nahrungsauswahl der Vögel kennenlernen und ihre Wirkungen auf die Biozönose — beurteilen —“ (Palmgren, 1938). Die folgende nahrungsökologische Untersuchung an *Cinclus* vergleicht die nach der Halsring-Methode ermittelte Nestlingsnahrung mit dem tatsächlich im Gewässer vorhandenen Nahrungsangebot.

b) Benthosanalysen

Das bevorzugte Jagdgebiet von *Cinclus* ist das Benthos mit seiner Stratozönose, dem Benthos. Die quantitative Erfassung der Tierwelt des Benthals

ist aufgrund der dargelegten Eigenarten dieses Fließgewässerstratotops sehr schwierig. Hier soll nur auf die vielen und unterschiedlichen Choriotope und den Einfluß der Strömung hingewiesen werden. Es gibt bisher keine voll befriedigende quantitative Methode in der biologischen Fließwasserforschung. „Diese Unzulänglichkeit der Methoden ist ein notwendiges Übel, über das man sich nicht hinwegtäuschen darf“ (Schwoerbel, 1966).

Die quantitative Analyse des Benthos in den Wasseramselrevieren habe ich nach der anerkannten Methode von Schröder (1932) ausgeführt: Bei jeder quantitativen Aufnahme wurden 30 Steine mit Benutzung eines feinmaschigen Käschers aus der Gewässerstelle entnommen, alle anhaftenden Organismen in einen mit Wasser gefüllten Eimer gebürstet, Länge und Breite der Steine gemessen und multipliziert (größte Projektion der Steine) und die Tiere im Labor bestimmt. Auf die größte Projektion jedes Steines wurde die Gesamtzahl der darauf angetroffenen Tiere berechnet und die so gefundene Besiedlungsdichte auf eine Einheitsfläche umgerechnet. Hatte zum Beispiel ein Stein die Maße $17 \times 13 \times 5$ (Länge \times Breite \times Höhe), so war die größte Projektion $17 \times 13 \text{ cm} = 221 \text{ cm}^2$. Betrug die festgestellte Anzahl der Tiere auf diesem Stein 230, dann war die Besiedlungsdichte $\text{pro m}^2 =$

$$\frac{230 \times 10\,000}{221} = 10\,408 \text{ Organismen}$$

Die Steine waren sehr unterschiedlich besiedelt. Deshalb habe ich die mittlere Besiedlung mehrerer Steine berechnet.

Die eigenen quantitativen Benthosanalysen wurden zur Fütterungszeit der Bruten gleichzeitig mit den Halsring-Untersuchungen ausgeführt, und zwar an Stellen der Reviere, die als Nahrungsplätze der Altvögel durch Beobachtung ermittelt worden waren. In den 5 Flußregionen (Abb. 21) konnte ich 35 Benthosanalysen zur Fütterungszeit ausführen. Sie erhielten die Bezeichnung BA 2.

Weiterhin habe ich die von Illies (1953) veröffentlichten Abundanzzahlen für verschiedene Ordnungen von Benthosorganismen der Fulda verwendet. Diese Benthosanalysen werden mit BA 1 bezeichnet. Es ist zu berücksichtigen, daß diese Abundanzwerte durch Ermittlung von Benthosproben aus verschiedenen Jahreszeiten gewonnen wurden (Jahresmittel) und nicht wie die BA 2 nur zur Fütterungszeit der Nestlinge. Auch ist zu beachten, daß die BA 1 schon vor etwa 15 Jahren durchgeführt wurden. Gerade in diesen Jahren hat aber der Fuldafluß durch Baumaßnahmen und Abwasserbelastung Veränderungen seiner Biozönosen erfahren.

In den folgenden Ausführungen sollen die Ergebnisse der Halsring-Untersuchungen (HR) und der beiden Benthosanalysen (BA 1 und BA 2) aus den Revieren mit den Niststellen 1—10, d. h. die in der Fulda flußabwärts aufeinander folgenden Reviere (Abb. 21), ausführlich erörtert werden. Die entsprechenden Untersuchungen in den anderen Revieren 11—14 werden nur gelegentlich zum Vergleich angeführt.

c) Vergleich

(1) Nahrungsangebot und entnommene Nahrung in den 10 Untersuchungsstellen (Revieren) der Fulda

Tabelle 22 zeigt im Überblick die prozentualen Anteile aller Organismengruppen des Benthos und der verfütterten Nahrung. Innerhalb der Flußregionen wurden die Ergebnisse zusammengefaßt (= 3—5, 6—8 und 9—10; vergleiche Abb. 21 und 30).

Epirhithral Fulda = Untersuchungsstelle 1 (Revier oberhalb Obernhausen): Die in den BA2 dominierenden Planarien waren in den HR nicht vertreten. Andererseits kamen die am häufigsten verfütterten Ephemeropteren, Dipteren, Trichopteren und Plecopteren nur in sehr geringem Anteil im Benthos vor.

Epirhithral Feldbach = Untersuchungsstelle 2 (Revier oberer Waldbezirk „Kaskadenschlucht“): Im Gegensatz zum gleichhoch gelegenen und vorher besprochenen Revier hatte dieser Waldbach sehr wenig Planarien und mehr Dipteren, Ephemeropteren und Trichopteren aufzuweisen. Die Ephemeropteren befanden sich hier in höherem Anteil in den HR als bei Nr. 1 (besonders Imaginalstadien).

Epirhithral = Untersuchungsstellen 3—5 (drei Reviere oberhalb Gersfeld): Ähnlich wie bei Nr. 1 beherrschten die Planarien die BA 2, fehlten aber völlig in HR. Auch hier bestanden die HR vorwiegend aus Ephemeropteren, sogar in doppelt so hohem Anteil als bei Nr. 1, nur halb so häufig aber waren Dipteren, Trichopteren und Plecopteren vertreten.

Metarhithral = Untersuchungsstellen 6—8 (drei Reviere zwischen Maiersbach- und Lüttermündung): Die Artenliste der Benthosorganismen war hier reichhaltiger, der Anteil der Ephemeropteren im Futter erreichte über 90%! Die drei anderen Hauptnahrungstiere (Dipteren, Trichopteren und Plecopteren) hatten nur sehr geringe Prozentwerte.

Hyporhithral = Untersuchungsstellen 9 und 10 (zwei Reviere zwischen Lütter- und Fliedemündung): Die Ephemeropteren dominierten in der Nestlingsnahrung. Die Trichopteren und Dipteren waren häufig vertreten.

Zusammenfassend wird festgestellt, daß in allen Revieren deutliche Unterschiede zwischen Benthosbesiedlung und verfütterter Nahrung bestanden. Ephemeropteren, Dipteren, Trichopteren und Plecopteren waren Hauptnahrungstiere. Die Ephemeropteren machten stets den größten Teil des Futters aus, obwohl sie in den BA2 viel geringeren Anteil hatten.

In den BA2 traten öfter oder regelmäßig, aber nur in sehr geringem Anteil Amphipoden (*Gammarus*), Coleopteren und *Ancylus fluviatilis* auf. In den HR waren alle noch seltener vertreten — im Gegensatz zu Speiballen- und Magenuntersuchungen. Einige Tiere verschiedener Organismengruppen wurden zufällig von den Altvögeln erbeutet: Rhynchota (Aphididae, Röhrenläuse = 2 *Hyalopterus*, im Sommer an Schilf, in HR Nr. 1 und Psyllidae, Blattflöhe = 14 *Psylla*, in Ufervegetation, in HR Nr. 10), eine Ameise

(Formicidae), zwei Netzflügler (Planipennia), eine Wassermilbe (Hydracarina) und eine kleine Koppe (Teleostei: *Cottus gobio*).

In den Halsringproben aus den beiden untersuchten Döllbachrevieren (Untersuchungsstellen Nr. 11 und 12) konnten ebenfalls einige vom Vogel erbeutete Einzelstücke aus ungewöhnlichen Tiergruppen gefunden werden: Lycosidae gen. spec., Wolfspinne, 1 Exemplar, im Uferbereich lebende Jagdspinne; *Ligidium hyponorum*, Landassel, 1 Exemplar, am Ufer lebend; *Potamopyrgus jenkinsi*, häufige Schneckenart in Gewässern, 1 Exemplar.

(2) Die Anteile der Gattungen und Arten der Hauptnahrungstiere in den Halsringproben und Benthosanalysen aller Flußregionen

Die in HR und BA nachgewiesenen Organismengruppen umfassen Gattungen und Arten mit verschiedenem Bau, verschiedener Lebensweise, Aufenthaltsort und Verhalten. Erst der Vergleich der Abundanzwerte der Gattungen und Arten mit den HR-Anteilen ermöglicht eine Beurteilung der Jagdweise, des Fanges, Fangerfolges und der Nahrungsauslese der Altvögel.

Die wichtigsten Nahrungstiergruppen:

(a) Ephemeroptera

Diese im Futter der Nestlinge am häufigsten vorkommende Beutetierordnung trat mit 14 Untereinheiten in den Halsringproben auf. Die prozentualen Anteile sind in Tabelle 23 zusammengefaßt.

Erklärungen zu Tab. 23:

Epirhithral Fulda (1,3—5):

Habroleptoides modesta war in BA 1 die bei weitem häufigste Art, kam aber nur sehr gering in BA 2 vor und fehlte in HR. — In allen Revieren bestanden in den BA 2 und HR ähnliche Anteile der Arten. *Rhithrogena* und *Baetis* waren in BA 2 und HR die häufigsten Organismen, und zwar herrschte in BA 2 *Rhithrogena* vor und *Baetis* folgte, in HR war es umgekehrt.

Epirhithral Feldbach (2):

Nur 5 Ephemeropterenformen kamen vor (in Revier 1 aber 7). Der kleine Feldbach fließt durch eine Waldschlucht. *Baetis* war sowohl in HR als auch in BA 2 die häufigste Ephemeroptere. Zweite und dritte Stelle nahmen *Rhithrogena* und *Epeorus* ein.

Metarhithral (6—8):

Baetis hatte den weitaus vorherrschenden Anteil, besonders in HR. *Rhithrogena* bzw. *Ephemerella ignita* folgten. Eigenartigerweise fehlte diese letztere Art völlig im Futter der Nestlinge.

Hyporhithral (9—10):

Im Meta- und Hyporhithral wurden bei BA 1 = 9 verschiedene Ephemeropterenformen festgestellt (Revier 1 nur 7). In BA 1 hatte *Oligoneuriella rhenana* den

Tabelle 23: Die relative Abundanz (Dominanz) der Ephemeropteren in den Benthosanalysen und die prozentualen Anteile der Ephemeroptereengruppen in den Halsringproben.

BA 1 = Benthosanalysen-Jahresmittel nach Illies 1953; BA 2 = Benthosanalysen-Mittelwert zur Fütterungszeit von Cinclus; HR = Halsringproben.

Ephemeropteren- gruppen (systematisch)	Untersuchungsstellen (Reviere) im Rhithral der Fulda														
	Epirhithral Fulda: 1			Epirhithral Feldbach: 2			Epirhithral Fulda: 3—5			Metarhithral Fulda: 6—8			Hyporhithral Fulda: 9—10		
	BA 1	BA 2	HR	BA 2	HR	BA 1	BA 2	HR	BA 1	BA 2	HR	BA 1	BA 2	HR	
Ephemeroptera			8,8		8,8			4,7						1,3	
<i>Ephemera danica</i>														2,6	
<i>Oligoneuriella</i>															
<i> rhenana</i>															
Ecdyonuridae			1,5		15,5			5,2			0,6			2,0	
<i>Epeorus sylvicola</i>	18,2	8,4	8,8	20,2	11,1	18,8	6,5	2,6	9,8	1,0	6,5			1,3	
<i>Rhithrogena</i> spec.	13,8	52,1	25,0	35,3	11,1	15,0	53,9	16,8	19,4	1,0	16,4	5,3	2,4	2,6	
<i>Ecdyonurus</i> spec.	2,6	2,6		1,1		2,3	5,1	1,5	3,1	13,1	2,6	5,1	6,5	3,9	
<i>Siphonurus</i> spec.											0,6				
<i>Baetis</i> spec.	12,3	31,9	44,0	43,0	51,5	22,7	32,5	68,4	36,2	65,6	72,3	17,1	21,8	71,4	
Leptophlebiidae			5,8											10,8	
<i>Habroleptoides</i>															
<i> modesta</i>	48,5	4,2		2,2		36,9			9,8						
<i>Ephemerella ignita</i>	<2,0					<2,0	0,9		3,1	19,1		25,1	66,4		
<i>Ephemerella</i>															
<i> krieghoffi</i>	2,6	0,8	5,8	0,5		4,5	0,9	0,5	16,2		0,6				
<i>Ephemerella major</i>									<2,0				0,7	1,3	
Anzahl	100 ⁰ / ₁₁₉	100 ⁰ / ₆₈	100 ⁰ / ₆₈	100 ⁰ / ₁₇₈	100 ⁰ / ₄₅	100 ⁰ / ₂₁₅	100 ⁰ / ₂₁₅	100 ⁰ / ₁₉₁	100 ⁰ / ₉₉	100 ⁰ / ₉₉	100 ⁰ / ₁₅₂	100 ⁰ / ₁₂₈	100 ⁰ / ₁₂₈	100 ⁰ / ₁₄₇	

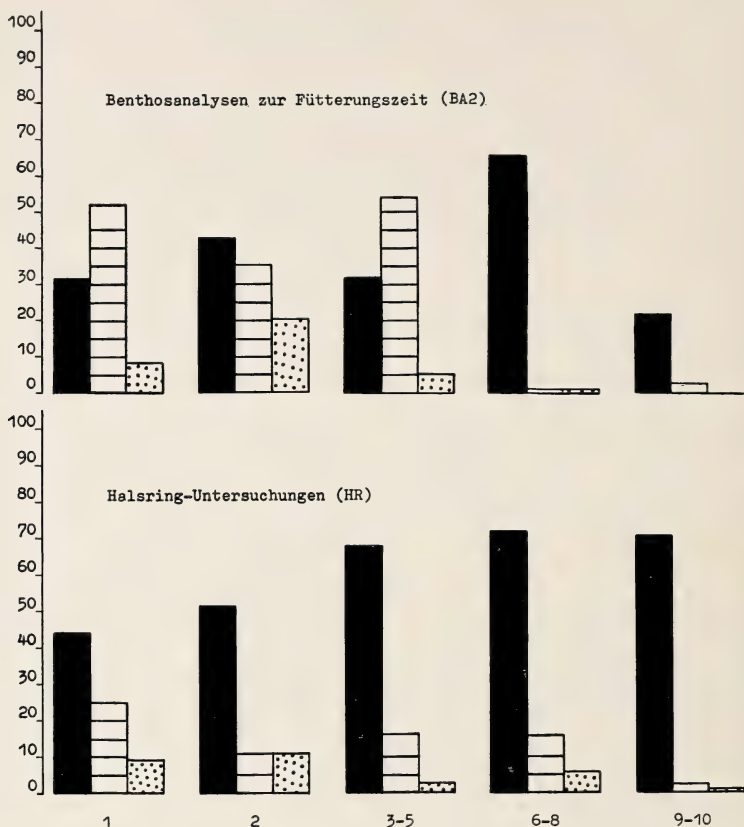


Abb. 29: Relative Abundanz der häufigsten Ephemeropteren in den Benthosanalysen zur Fütterungszeit (obere Reihe) und den Halsringproben (untere Reihe).

Schwarze Stapel = *Baetis spec.*

Schraffierte Stapel = *Rhitrogena semicolorata*

Punktierte Stapel = *Epeorus sylvicola*

1—10 = Untersuchungsstellen im Rhithral der Fulda

Hauptanteil, in größerem Abstand kamen *Ephemerella* und *Baetis*. Zur Zeit der Fütterungen ermittelte ich als dominierende Benthosform *Ephemerella ignita*. Trotz der hohen relativen Abundanz von 66,4 % im Benthos (BA 2) war diese Art im Futter nicht nachzuweisen, wie auch in 6—8. *Baetis* dominierte im Hyporhithral nur in HR aber mit sehr hohem Anteil wie im Metarhithral. Drei Formen bildeten fast überall die Hauptmenge der Ephemeropteren: *Baetis spec.*, *Rhitrogena spec.* und *Epeorus sylvicola*. Vergleicht man die Abundanz zur Fütterungszeit (BA 2) und die HR-Werte, so ergibt sich folgendes Bild (Abb. 29): *Baetis* dominierte sehr auffallend in allen HR, vom Ober- zum Unterlauf mit zunehmendem Anteil. In den Benthosanalysen (BA 2) hatte sie den größten oder zweitgrößten Anteil.

Diskussion

Wie ist es zu erklären, daß trotz geringerem Anteil im Benthos (BA 2) die Ephemeropteren in den HR eine so hohe Dominanz haben (Tab. 22)?

Insgesamt befanden sich in den Halsringproben von dieser Ordnung etwa gleiche Mengen an Larven wie Imagines. Letztere konnten aber bei den Benthosanalysen nicht festgestellt werden. Die Wasseramseln erbeuten offensichtlich sehr gerne diese zartleibigen Fluginsekten, die am Ufer, auf Uferpflanzen und auf aus dem Wasser ragenden Steinen leicht zu fassen sind. Die Ephemeropterenimagines sind zum Teil schlechte Flieger, ihr Flatterflug wechselt mit schwebendem Gleitflug. *Cinclus* kann sie bei der Warteflugjagd schnell ergreifen. Ticehurst (1938) beobachtete verschiedene Vogelarten (*Cinclus* fehlt) beim Fang der Eintagsfliegen-Imagines. „Mit einer solchen Gier werden diese, wenn sie zur Schwärmzeit reichlich vorkommen, verzehrt, daß die anderen Nahrungsstellen für diese Zeit vernachlässigt werden.“ Ein wichtiger Faktor des hohen Nahrungsanteiles der Eintagsfliegen im Futter ist das Subimaginal-Stadium. Keine andere Insektenordnung hat diese Phase der Metamorphose, die wenige Minuten bis 3 Tage je nach Art lebt. Die Nymphen (letztes Larvenstadium) halten sich dicht unter der Wasseroberfläche (sind jetzt positiv phototaktisch) und kriechen aus dem Wasser. Aus ihnen schlüpft die geflügelte und flugfähige Subimago, die ein Versteck aufsucht und sich schließlich zur Imago häutet. Daß diese Subimagines besonders leicht der nahrungssuchenden Wasseramsel zum Opfer fielen, zeigt Abbildung 13. Der prozentuale Anteil der Ephemeropteren-Larven an der Nestlingsnahrung war relativ hoch (etwa die Hälfte der angegebenen HR-Werte). Diese Larven müssen demnach für die jagende Wasseramsel leicht zu erfassen sein und wahrscheinlich auch direkt von ihr gesucht werden.

Warum hat die Gattung *Baetis* einen so hohen Anteil im Futter der Nestlinge?

Die hohe Dominanz der Gattung in HR (Abb. 24) war zunächst dadurch bedingt, daß sie auch im Benthos (BA 2) häufig vorkam, in 2 Regionen sogar als häufigste Gattung. Wie Tabelle 24 angibt, konnten 307 Larven und 285 Imagines von *Baetis* in den Halsringproben von Fulda und Döllbach nachgewiesen werden. Der hohe Anteil der Ephemeropteren in der Nestlingsnahrung ist demnach zu einem großen Teil durch den Fang der Imagines zu erklären, die *Cinclus* offenbar gerne verzehrt. Die Tatsache, daß viel mehr weibliche Imagines als männliche von den fütternden Vögeln gefangen wurden (Tab. 24), läßt sich folgendermaßen erklären:

Tabelle 24: Anzahl der Ephemeropteren der Gattung *Baetis* in den Halsringproben der Wasseramselreviere der Fulda (1—10) und des Döllbaches (11, 12)

Untersuchte Reviere 1—12	Imagines				Larven
	Geschlecht nicht feststellbar	Männchen	Weibchen	Imagines insgesamt	
1	1	3	10	14	19
2	3	—	—	3	20
3—5	20	20	55	95	36
6—8	3	10	14	27	83
9—10	10	14	33	57	48
11	10	6	6	22	50
12	6	21	40	67	51
alle von Fulda und Döllbach zu- sammen	53	74	158	285	307

Die Weibchen haben, solange ihr Körper noch mit der Eimasse belastet ist, einen viel schwerfälligeren Flug als die Männchen (Ulmer, 1924).

Nach Wesenberg-Lund (1943) fliegen die Weibchen über dem Wasser, kriechen zur Eiablage in das Wasser und legen die Eier an Steine ab. Sie tauchen wieder völlig trocken aus dem Gewässer und sterben bald darauf.

Die Männchen haben bessere Lichtsinnesorgane als die Weibchen (geteilte Augen: je Turbanauge und kleineres Auge). Als typische Dunkelaugen ermöglichen sie den Männchen die Wahrnehmung der Weibchen. Sie dienen aber auch dem rechtzeitigen Erkennen der Bewegungen eines herannahenden Feindes. Für diese Annahme spricht die Erfahrung, daß die Arten mit Turbanaugen schwerer zu fangen sind als andere (Gleiß, 1954). Außerdem sind die Weibchen meist größer als die Männchen.

Die im Epirhithral gelegenen Reviere 1—5 (Fulda) und das im Metarhithral gelegene oberste Revier im Döllbach 11 enthielten in der Nestlingsnahrung mehr Larven als Imagines von *Baetis*. In allen anderen untersuchten Revieren dominierten aber die Imagines (Abb. 30). Die Ursache dieser Erscheinung waren vermutlich die verschiedenen Flugzeiten der Baetiden und die relativ lange Schlupfzeit der einzelnen Arten, die im Unterlauf eher einsetzten als im Oberlauf (retardierte Schlupfzeit n. Illies 1961). Da *Cinclus* die Imagines gerne erbeutet, entsprach die in den HR festzustellende Menge dem im Lebensraum gerade anzutreffenden Bestand an Imagines. Die Er-

nahrung der Bruten in den Flußregionen war also nicht nur nach Beutetierarten verschieden, sondern auch nach den Metamorphosestadien der einzelnen Arten. Nach Abzug der Imagines verbleibt noch ein relativ hoher HR-Wert an *Baetis*-Larven (Tabelle 24). Auch ohne Imagines bilden diese Larven allein in den meisten Regionen die höchsten Prozentanteile in der Nahrung der Nestlinge. Eine Erklärung für die Dominanz an *Baetis*-Larven kann die Ökologie und Ethologie dieser Tiere geben (Tab. 25). Die Baetiden haben natante Larven. Sie halten sich häufig auf der Oberfläche und an Kanten der Steine und Pflanzen auf. Sie leben über oder in der Grenzschicht der Strömung. Ihre Fortbewegung besteht in einem raschen stoßweisen Schwimmen, meist gegen die Strömung. Der Hinterleib und die fiederartig behaarten Schwanzborsten werden dabei kräftig in vertikaler Richtung geschlagen. Ein einziger Schlag des Abdomens und der Schwanzfäden genügt, um den Körper schnell dahinschießen zu lassen (Schoenemund 1930). Wie verhalten sich diese Benthosorganismen, wenn die jagende Wasserramsel erscheint? Nach meinen Feststellungen sind die Baetislarven schreckhaft und schwimmen bei Erschütterungen sofort von ihrem Standort auf. Dadurch müssen sie aber der aufmerksamen Wasserramsel auffallen und werden sogleich erfaßt. Die relativ offene Lebensweise und die charakteristische Fortbewegung dürften ausreichen, die hohen Prozentanteile der Larven im Futter zu erklären.

Warum fehlen *Habroleptoides* und *Ephemerella* im Futter?

Habroleptoides modesta war nach BA 1 die häufigste Ephemeropterenart überhaupt im Jahresmittel des Epirhithrals der Fulda (Tab. 23). Zur Fütte-

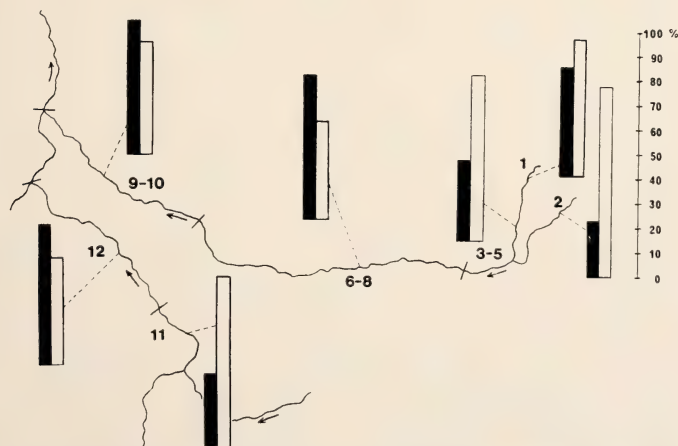


Abb. 30: Prozentualer Anteil der Imagines (schwarze Stapel) und Larven (weiße Stapel) der Gattung *Baetis* (Ephemeroptera) in Halsringproben aus dem Rhithral der Fulda und des Döllbachs.

1—10 = Untersuchungsstellen im Rhithral der Fulda, 11 und 12 = des Döllbachs.

Tabelle 25: Anzahl der Ephemeropteren-Larven in den Halsringproben (HR) und den Benthosanalysen zur Fütterungszeit (BA2) geordnet nach Lebensformtypen

Lebensformtypen und Ephemeropterengruppen	Körper	Bewegungsweise	Choriotop, Habitat	Unt- stel- len	Anzahl der Larven in	
					HR	BA2
Rheophile Larven (torrenticoll)	Stark dorsoventral ab- geplattet, blattförmige Kiemen, lange behaarte Cerci, aufliegend. Olig. rh. mit Saugnapf.	Laufen sehr behende, auch krabbenartig seitwärts, dem Unter- grund angeschniegt. Selten schwimmend.	Besonders auf der Unterseite glatter Steine. Hoher O ₂ -Bedarf. Kalt-Stenotherm.	9—10 1—10 1—10 1—10 9—10	2 30 36 13 2	3 62 261 38 1
<i>Oligoneuriella rhenana</i> <i>Epeorus sylvicola</i> <i>Rhythrogena</i> spec. <i>Ecdyonurus</i> spec. <i>Torleya belgica</i>						
Natante Larven (rheophil-rheophob)	Fast zylindrisch, schlank, Beine dünn. Cerci lang, federförmig behaart.	Nur schwimmend. Stoßweises Schwim- men bes. durch Schla- men des Abdomens mit den Cerci.	An und zwischen Wasserpflanzen. Unter, an und zwischen Steinen	6—8 1—10	1 310	— 572
<i>Siphonurus</i> spec. <i>Baetis</i> spec.						
Ambulante Larven (rheophil-rheophob)	Fast zylindrisch, kaum abgeplattet, be- haart.	Langsames Kriechen, oft durch Schlammpar- tikel getarnt, selten schwimmend.	Auf und zwischen Wasserpflanzen. An und unter Steinen.	1—10 3—10 1—10	1 — 5	5 143 4
<i>Habroleptoides modesta</i> <i>Ephemerella ignita</i> <i>Ephemerella krieghoffii</i>						
Fossante Larven (rheophob)	Zylindrisch, Vorder- beine und Mundwerk- zeuge zum Graben ein- gerichtet.	Kriechen meist in Gän- gen, sonst langsam laufend, sehr selten schwimmend.	In selbst gegrabenen Wohnröhren, in san- digen und schlamm- igen Buchten.	1—10	—	—
<i>Ephemerella danica</i>						

rungszeit (BA 2) kam sie in 1 nur in geringer Zahl und in 3—5 nicht vor. Im Futter fehlte sie (außer in 2) überall. Die geringen BA 2-Werte weisen darauf hin, daß nur noch wenige bzw. keine Larven mehr im Benthos waren. Die Verwandlung der meisten Larven in das Imaginalstadium war abgeschlossen. Auch die Hauptflugzeit muß vorüber gewesen sein (die Imagines leben nach Schoenemund, 1930, nur 3—5 Tage), sonst wären diese Stadien im Futter vorgekommen.

Ephemerella ignita hatte im Meta- und Hyporhithral in BA 2 einen viel höheren Anteil als in BA 1. Die Tiere befanden sich kurz vor dem Schlüpfen. Die Nymphen (letztes Larvenstadium) traten zahlreich im Benthos auf. Warum fehlte die Art dann in der Nestlingsnahrung? *Ephemerella ignita* ist ein Vertreter der kriechenden Ephemeriden (ambulante Larven, Tab. 25), die sich in der Vegetation und unter Steinen aufhalten. Durch Algen und andere Wasserpflanzen, auch durch Schlamm getarnt und nur wenig schwimmend, werden die Tierchen offenbar selten von der Wasserramsel erbeutet. Der tauchende Vogel wird diese versteckt lebenden und getarnten Larven nicht wahrnehmen, zumal sie vermutlich bei seinem Erscheinen auch keine Fluchtbewegungen wie *Baetis* ausführen. Die Benthosanalyse, bei der die Steine abgebürstet wurden, zeigt objektiv, daß die Larven tatsächlich das Benthos in der Fütterungszeit besiedelt haben.

Welche Anteile haben die rheophilen Larven im Futter?

Epeorus sylvicola und *Rhythrogena* spec. wurden sowohl als Larven als auch als Imagines von den Wasserramseln zahlreich erbeutet. Sie hatten mittlere bis hohe Prozentanteile in den Halsringproben. Etwa die Hälfte der erbeuteten Tiere waren Imagines. Die Larven leben als rheophile Organismen mit stark abgeplattetem Körper in reißender Strömung auf Steinen in oder unter der Grenzschicht. Vielleicht wird *Cinclus* durch das krappenartige Laufen dieser Tiere auf sie aufmerksam. Aber auch die ruhig und nicht getarnt auf den glatten Steinen verharrenden relativ großen Larven erkennt die Wasserramsel, wie Fütterungsversuche zeigten, und erfaßt sie schnell.

(b) Trichoptera

Erklärungen zu Tabelle 26:

An Köcherfliegen sind 17 verschiedene Untereinheiten in HR und BA festgestellt worden. Die Prozentanteile sind aus Tabelle 26 zu ersehen.

Die Unterschiede zwischen den Abundanzwerten der beiden Benthosanalysen beruhen vor allem darauf, daß BA 1 das Jahresmittel und BA 2 der Mittelwert der Benthosbesiedlung zur Fütterungszeit ist. *Rhyacophila* und *Agapetus fuscipes* kamen viel häufiger in BA 2 vor als in BA 1, dagegen bei *Hydropsyche* umgekehrt. Dominanten waren *Rhyacophila* und *Hydropsyche* in fast allen Flußregionen. Während *Hydropsyche* zur Fütterungszeit (BA 2) flußabwärts im Vorkommen abnahm, trat *Rhyacophila* in dieser Richtung in höherer Dominanz auf.

Die Benthosbesiedlung in Revier Feldbach 2 unterschied sich deutlich von 1 und 3—5. Während im Revier Fulda 1 = 9 verschiedene Trichopterenformen gesammelt wurden, waren es in 3—5 noch 4 und in 6—8 und 9—10 nur 2 Formen. Die *Glossosomatidae* (*Glossosoma* und *Agapetus*), *Philopotamus*, *Plectrocnemia*, *Odontocerum* und die *Limnophilidae* hatten nur in den oberen Regionen Anteil an BA 2 und kamen flußabwärts nicht oder nur als Rezedenten vor. Andere Formen, wie z. B. *Silo nigricornis* und *Lasiocephala basalis* traten nur in 6—8 und 9—10 auf, allerdings (vielleicht durch anthropogene Veränderungen bewirkt) in BA 2 nicht.

Allgemein ist festzustellen, daß der Anteil der Trichopteren im Futter deutlich flußabwärts abnahm (Tab. 22 und 26). Umgekehrt stieg der Abundanzwert dieser Ordnung im Benthos zur Fütterungszeit in dieser Richtung.

Diskussion

Außer den Feststellungen des augenblicklichen Trichopterenbestandes der Rheobiozönosen und der von den Vögeln entnommenen Köcherfliegen ist die Kenntnis der Lebensweise (insbesondere Aufenthalt und Metamorphose) dieser Beutetiere zum Verständnis des Nahrungserwerbes und der Nahrungsauslese von *Cinclus* notwendig. Unter den in den Halsringproben gefundenen Trichopteren befanden sich nur 4 Imagines:

<i>Rhyacophila</i> spec.	1 Imago
Polycentropidae (wahrsch. <i>Plectrocnemia</i>)	1 Imago
<i>Hydropsyche</i> spec.	2 Imagines

Die Flugzeit der meisten heimischen Arten liegt zwischen Anfang Juni und Ende August und währt gewöhnlich 3—4 Wochen (Engelhardt 1962). Es müssen demnach zur Fütterungszeit mehr Imagines in der Biozönose vorgekommen sein. Warum waren sie nur in sehr geringem Anteil in HR nachzuweisen?

Eine Erklärung kann das verschiedene phototaktische Verhalten geben. Infolge der Tagesaktivität dürfte *Cinclus* nur selten auf die lichtscheuen Trichopterenimagines aufmerksam werden. Die Mehrzahl der Imagines sind Dämmerungs- und Nachttiere, die sich tagsüber in der Bodenstreu, an Uferpflanzen und in Spalten der Gesteine und Ufergehölze verborgen halten. Nach Ulmer (1925) lassen sich die fliegenden Trichopteren nur zu kurzem Flug aufscheuchen und begeben sich bald wieder ins Dunkel ihres Ruheplatzes zurück (negative Phototaxis). Sie schwärmen und tanzen nicht auffällig wie Ephemeropteren und werden deshalb kaum beachtet (Wesenberg-Lund 1943). Auch das Schlüpfen geschieht meist in der Dunkelheit, seltener am Tage. Es ist offenbar so: wenn viele Trichopteren frühestens am Spätnachmittag oder zu Beginn der Dämmerung ihren flatternden Flug beginnen, hat *Cinclus* schon die Nahrungssuche eingestellt und sucht sichere Schlafplätze auf.

Welches sind die wichtigsten Köcherfliegen für die Ernährung der Nestlinge?

Rhyacophila spec.: Wie Tabelle 26 zeigt, beruht die Zunahme der Trichopteren im Benthos flußabwärts fast ausschließlich auf der hohen Abundanz (fast 100 %) der Gattung *Rhyacophila*. Sie war die einzige Trichopteren-gattung, die in HR aller Flußregionen nachzuweisen war, und zwar mit hohem oder höchstem Anteil, besonders im Unterlauf. Nur im obersten Revier der Fulda 1 war ihre Abundanz geringer und trat deutlich hinter den Limnophiliden zurück.

Gelingt es der Wasserramsel die Larven leicht zu erbeuten? Die etwa 2 cm langen *Rhyacophila*-Larven sind „sehr lebhaft“ (Wesenberg-Lund 1943), frei umherkriechende, gehäuselose und räuberische Bewohner stark strömenden Wassers. Daß sie von *Cinclus* häufig verfüttert wurden, kann durch die ungeschützte Lebensweise und auffällige Fortbewegung erklärt werden. Da fast nur große und ausgewachsene Tiere gefangen wurden, spielt vielleicht die Größe der Tiere beim Auffinden eine Rolle (Abb. 31). Die tauchende Wasserramsel wird wahrscheinlich auch durch das ständige Zusammenziehen und Ausdehnen der Körpersegmente beim Umherkriechen und durch das Rotieren der abdominalen Kiemenbüschel auf die Larven aufmerksam. Mit kräftigen Hinterleibsklauen klammern sie sich an kleinsten Unebenheiten fest, auch die Beine krallen sich in die Steinoberfläche. Sie drücken den flachen und breiten Hinterleib an die Steinfläche, um der Strömung wenig Widerstand zu bieten. Trotzdem gelang es der Wasserramsel mit ihrem scharfkantigen Schnabel und feingezähnten Schnabelrändern, die fette Beute vom Substrat zu lösen. Durch ständiges Suchen und heftiges Vordringen mit dem Schnabel in das Inter- und Hypolithal vermochte *Cinclus* viele dieser Larven zu erbeuten.

Flußabwärts wurde die Jagd nach *Rhyacophila*-Larven wegen der zunehmenden Tiefe des Gewässers, der Dicke des Algenüberzuges und dem Ausmaß der Schlammsschicht auf Steinen ungünstiger. Andererseits war aber das Benthos auch größer als im Oberlauf. Die flachen Schnellenbereiche (lotische Bezirke) in Meta- und Hyporhithral dehnen sich oft von Ufer zu Ufer aus, und das Wasser ist flach. Deshalb ist das Vorkommen und der Fangenerfolg an *Rhyacophila* hier relativ hoch, im Unterschied zu den Revieren 1 und 2.

Unter den in HR vorgefundenen Rhyacophiliden befanden sich nur 1 Imago und 1 Puppe. Im Gegensatz dazu sammelte ich bei BA 2 gleichviele Larven wie Puppen von den Steinen. Warum fehlten die Puppen fast ganz im Futter? Die ausgewachsenen Larven bauen aus Steinchen an einer geschützten Stelle der Unterseite der Steine eine feste Gehäusekammer und ruhen hier etwa 2 Wochen in einem nur am Hinterende befestigten braunen Kokon (Puppenruhe). Wie aus der Abbildung 31 zu ersehen ist, bauen gerne mehrere Larven ihre Gehäuse dicht zusammen, so daß feste Krusten von aneinanderhängenden Puppenkammern entstehen können. Dadurch wird die



Abb. 31: Larven und Puppen von Trichopteren in Halsringproben und Benthosanalysen.

H = *Hydropsyche* spec.

R = *Rhyacophila* spec. Obere Reihe = 4 Larven, 2 aus den Gehäusen genommene Puppen, Puppengehäuse mit Puppe von unten, dasselbe von oben gesehen. Untere Reihe = 3 zusammenhängende Puppengehäuse von oben, von unten mit Puppen, 1 Gehäuse von oben.

Skala in Millimetern.

Haftfestigkeit noch weiter erhöht. Wie Fütterungsversuche ergaben, verzehrt *Cinclus* sofort die Puppen, wenn man diese vorlegt, der Vogel kann aber die festen Gehäusekammern nicht vom Stein ablösen oder öffnen. So wird es verständlich, daß die Wasserramsel keine Puppen verfüttert, obwohl durch die BA 2 viele im Biotop nachgewiesen wurden. Festigkeit der Gehäuse und versteckter Standort meist unter Steinen machen den Erwerb dieser nährstoffreichen Tiere unmöglich. Wesenberg-Lund (1943) kennzeichnet das Puppenstadium: „Es handelt sich offenbar um ein Stadium, in welchem die allermeisten Formen soweit wie möglich alles tun, um sich der Aufmerksamkeit des Feindes zu entziehen; sie sind dann auch in diesem Stadium am schwierigsten zu finden.“ In Tabelle 27 wurden die Anteile der Larven- und Puppenstadien der Trichopteren nach ihrer Lebensweise übersichtlich zusammengestellt. Der Vergleich zeigt, daß das Angebot an *Rhyacophila*-Puppen und -Larven am größten war. Die Puppen konnte *Cinclus* nicht erlangen. Die Larven erbeutete sie trotz der versteckten Lebensweise in relativ hohem Prozentanteil des Futters.

Glossosomatidae: Die beiden häufigsten Arten dieser Familie, *Glossosoma boltoni* und *Agapetus fuscipes*, sind an das Epirhithral gebunden. Die Dominanz in 1 zeigt zur Zeit der Fütterung der Wasserramseln höhere Werte als das Jahresmittel (BA 1). Dies ist darauf zurückzuführen, daß die Flugzeit noch nicht begonnen hatte und die meisten Tiere noch im Gewässer waren. Im Gegensatz zu den Rhyacophiliden sind die Glossosomatiden viel kleinere Beutetiere. Auch leben die Larven nicht frei, sondern besitzen ein gewölbtes und auf dem Substrat flach aufsitzendes Gehäuse aus Steinchen. Diese in Form eines halben Ellipsoides gebauten kleinen Gehäusekammern werden bei dem sehr langsamen Kriechen mitgeführt. Die Larven krallen sich in den Algentepich und die Steinoberfläche, weiden diese ab und werden durch das Gehäuse vor der Strömung geschützt. Die Puppen liegen in einem braunen Kokon in ähnlichen Steinkammerchen. Auf der Steinfläche sind oft viele nebeneinander festgemauert. *Cinclus* konnte die transportablen Gehäusekammern der Larven gelegentlich vom Stein abnehmen oder öffnen, das beweisen 2 Larven von *Glossosoma*, die im Futter gefunden wurden (Revier 1). In Revier 2 fließt der Feldbach mit kleinen Wasserfällen über Buntsandsteinpatten. Infolge der geringen Wassertiefe konnte die Wasserramsel wahrscheinlich leichter an die Gehäuse gelangen als im benachbarten Oberlauf der Fulda, wo Basaltgeröll den Trichopteren mehr Verstecke bot.

Fangnetzspinnende Köcherfliegenlarven (*Philopotamus*, *Plectrocnemia* und *Hydropsyche*): Diese Larven führen eine fast sedentäre Lebensweise. Sie haben kein Gehäuse, sondern sind Netzspinner im stark strömenden Wasser. Sie sitzen in Spalten und Nischen in losen, oft röhrenförmigen Gespinnstmassen, die auch ihre Fangnetze sind. Die Netze sind meistens mit Detritus behängt und bisweilen schwer zu bemerken. Für *Cinclus* ist der Fang dieser Tiere nicht leicht. Wahrscheinlich ist der Vogel mit dem Schnabel in die Verstecke vorgedrungen und hat so manche Larve erfassen kön-

Tabelle 27: Anzahl der Trichopteren in Halsringproben und Benthosanalysen (BA 2) der untersuchten Reviere von Fulda und Döllbach in Beziehung zu ihrer Lebensweise

Häufigste Trichopterengruppen (systematisch)	Halsringproben				Benthosanalysen zur Fütterungszeit			
	Larven			Puppen	Larven			Puppen
	frei kriechend auf Steinen	fast seßhaft, in Ge- spinsten	kriechend mit trans- portablen Gehäusen	seßhaft, in festge- hefteten Gehäusen	frei kriechend auf Steinen	fast seßhaft, in Ge- spinsten	kriechend mit trans- portablen Gehäusen	seßhaft, in festge- hefteten Gehäusen
<i>Rhyacophila</i> spec.	(52)			(1)	(643)			(602)
<i>Glossosoma</i> spec.			(2)				(89)	(20)
<i>Agapetus</i> spec.							(23)	(25)
<i>Philopotamus</i> spec.						(19)		(1)
<i>Plectrocnemia</i> spec.		(1)				(1)		
<i>Hydropsyche</i> spec.		(10)				(54)		(5)
<i>Odontocerum albicorne</i>			(4)				(3)	
Limnophilidae			(94)				(7)	

nen. Der Fang der *Hydropsyche* (Abb. 31) brachte in 6—8 und 9—10 viel mehr Erfolg als in 1 und 2 sowie 3—5, obwohl die Larven in den oberen Regionen zahlreich vorkommen. Wahrscheinlich lebten die Tiere im Oberlauf versteckt im Hypo- und Interlithal schwerer Steine und waren kaum zu erlangen.

Limnophilidae: Im Gegensatz zu allen bisher besprochenen Trichopteren, haben *Odontocerum albicorne* und die Limnophilidae im Futter einen höheren Anteil aufzuweisen als in BA 2. Die Limnophiliden sind sogar die häufigste Trichopterengruppe in den Halsringproben, im Benthos aber kaum vertreten.

Rhyacophila, die zweithäufigste Gruppe im Futter, und die Limnophilidae treten in beiden Untersuchungen nach Tabelle 26 in umgekehrtem Verhältnis auf: Während die Limnophiliden im Futter deutlich dominieren, steht *Rhyacophila* im Bestand zur Fütterungszeit an allererster Stelle.

Wird der geringere Anteil der *Rhyacophila* im Futter damit erklärt, daß diese Larven versteckt kriechen und die Puppen verborgen in festen Gehäusen ruhen, so müßte man bei den Limnophiliden entsprechend dem hohen Anteil im Futter eine offene Lebensweise und leichten Fang erwarten. Bei den Limnophilidae bauen die Larven *transportable Gehäuse*, in denen der weichhäutige dicke Hinterleib steckt und in den sich auch die ganze Larve bei Gefahr zurückziehen kann (Abb. 25). Es sind röhrenförmige Gehäuse (Köcher), die aus verschiedenen mineralischen und pflanzlichen Materialien hergestellt werden und die infolge der Pluripotenz des Bauinstinktes nicht zur Artdiagnose benutzt werden können. Oft sind die Gehäuse in vertikaler Stellung und in großer Zahl an den Kanten der Steine des Benthals (manche Stenophylax-Arten) oder mitten auf den Steinoberflächen (*Silo spec.*) zu finden. Die Limnophiliden halten sich aber nicht nur im Benthos auf. Zeitweise sind sie sogar vornehmlich nahe der Wasseroberfläche und in der Vegetation oder nahe dem Ufer zu finden.

Kopf und Brust mit den langen Schreitbeinen schauen aus dem Köcher heraus und zeigen zeitweilig lebhaft Bewegungen (besonders bei Wasserstandsänderungen), so daß die Vögel auf sie aufmerksam werden. Die auf herausragenden Steinen ruhig stehende Wasseramsel beobachtet aufmerksam die Umgebung und die oberste Wasserzone. Bei dieser Ansitzjagd bemerkt sie die Trichopterenlarven mit ihren auffallenden Röhrenköchern sofort und erbeutet sie. Durch Schleudern und Aufschlagen der Köcher gelingt es ihr die Larven zu erlangen (Jost 1972). Noch auf eine andere Weise erbeutet *Cinclus* die Röhrenköcher. Sie taucht zum Benthos und versteht es, die an Steinen mit dem einen Ende angehefteten Röhren unverehrt abzureißen und nach oben zum Ansitzstein zu transportieren. — Die Puppen der Limnophiliden ruhen in ähnlichen, aber verschlossenen Röhren, die an einem oder beiden Enden an Steinen oder Wasserpflanzen fixiert

sind. Ob die Wasserramsel auch diese Puppengehäuse von ihrem Substrat abtrennt und die Puppen herausklopft, konnte nicht ermittelt werden.

Abschließend kann nun auch die Frage, warum allgemein der Trichopterenanteil im Futter flußabwärts ab- im Benthos (BA 2) aber zunahm, beantwortet werden: Im flachen Oberlauf können die Vögel die Limnophiliden (besonders Stenophylaxgruppe) relativ leicht erbeuten, worauf der hohe Prozentanteil (HR) hinweist. Auch die zahlreich bei der Suche nach Nahrungsresten gefundenen Köcher bestätigen diese Annahme.

Rhyacophila ist im Benthos des Meta- und Hyporhithrals zwar sehr häufig, da die Puppen aber geschützt sind und die schnellen Larven recht versteckt leben, ist der Fangerfolg gering.

(c) Plecoptera

Erläuterungen zu Tabelle 28:

Die Anteile der Beutetiergruppen in HR und die Abundanz in BA 2 unterscheiden sich oft erheblich. Deutlich höhere HR- als BA 2-Anteile haben *Protonemura* in 1, *Nemoura* in 1 und 3—5, *Amphinemura* in 3—5. Umgekehrt haben höhere BA 2- als HR-Anteile *Brachyptera* und *Leuctra* in 1, *Protonemura* in 3—4 und 6—8. Bei diesem Vergleich ist zu beachten, daß zur Auswertung nur relativ wenige HR-Tiere vorlagen. Insgesamt wurden 57 Plecopteren in den Halsringproben gefunden.

In den beiden unteren Flußregionen kommen die Plecopteren nur in geringem Bestand vor. Entsprechend treten sie nur in einzelnen Stücken in HR auf. Nach Illies (1955) lebt der weitaus überwiegende Teil der heimischen Arten in der Quell- und oberen Salmonidenregion (kaltstenotherme und polyoxybionte Arten).

Diskussion

Etwa zwei Drittel der in HR gefundenen Plecopteren sind Imagines, das andere Drittel sind Larven. Die Imagines sind durch geringe Flugaktivität und ungewandten Flug gekennzeichnet. Sie halten sich in Ufernähe auf den Gehölzen und Kräutern, auf Blättern oder in Spalten und Höhlungen auf (z. B. *Petasites*-Blätter). Bei Störungen laufen sie eher davon, als schnell abzufliegen (Engelhardt 1962). Alle diese Eigentümlichkeiten begünstigen die Jagd der Wasserramsel und erklären den großen Anteil der Imagines im Futter.

Dagegen haben die Larven düstere Körperfärbung und verborgene Lebensweise auf der Unterseite und Leeseite der Steine sowie in Wasserpflanzenbüscheln. Sie kriechen nur langsam, schwimmen selten. Deshalb sind Larven von dem tauchenden Vogel offenbar nur gelegentlich zu fassen.

Warum bestehen oft gegensätzliche Prozentanteile der Arten in BA 2 und HR?

Ist der Abundanzwert einer Plecopterenart (BA 2) hoch, dann sind relativ viele Larven im Gewässer. Die Wasserramseln können aber nur geringe

Tabelle 28: Die relative Abundanz (Dominanz) der Plecopteren in den Benthosanalysen und die prozentualen Anteile der Plecoptereengruppen in den Halsringproben.
 BA 1 = Benthosanalysen-Jahresmittel nach Illies 1953; BA 2 = Benthosanalysen-Mittelwert zur Fütterungszeit von Cinclus; HR = Halsringproben.

Häufigste Plecopterenengruppen (systematisch)	Untersuchungsstellen (Reviere) im Rhithral der Fulda													
	Epirhithral Fulda: 1			Epirhithral Feldbach: 2		Epirhithral Fulda: 3—5			Metarhithral Fulda: 6—8			Hyporhithral Fulda: 9—10		
	BA 1	BA 2	HR	BA 2	HR	BA 1	BA 2	HR	BA 1	BA 2	HR	BA 1	BA 2	HR
Plecoptera														
<i>Brachyptera</i> spec.	23,2	54	12,5	36,2	100			4,5				11,3		33,3
<i>Brachyptera seticornis</i>						11	4,5	36,8						
<i>Taeniopteryx schoenemundi</i>												28		
<i>Protonemura</i> spec.	34,4	15	75	47,2		33,9	85,6	4,5	10,7	100				
<i>Amphinemura</i> spec.	<2	4				3,7	3,4	13,6	71,7		33,3			
<i>Nemoura</i> spec.	18,9	6	8,3			26,8		18,1	2,4					
<i>Leuctra</i> spec.	16,7	17		6,4		16,4	3,4					6	33,3	
<i>Perlodes microcephala</i>	<2	2		1,6		<2		9						
<i>Isoperla</i> spec.									12,7		66,6			
<i>Isoperla grammatica</i>														
<i>Isoperla oxylepis</i>	5,1	2		3,2		4,7	2	4,5				37,5	66,6	
<i>Dinocras cephalodes</i>				6,4										33,3
<i>Perla burmeisteriana</i>														
<i>Perla marginata</i>								4,5				13,7		33,3
<i>Chloroperla torrentium</i>			4,1			<2	0,6	4,5						
Anzahl	100 ^{0/0} —	100 ^{0/0} 100	100 ^{0/0} 24	100 ^{0/0} 125	100 ^{0/0} 6	100 ^{0/0} —	100 ^{0/0} 146	100 ^{0/0} 22	100 ^{0/0} —	100 ^{0/0} 52	100 ^{0/0} 3	100 ^{0/0} —	100 ^{0/0} 9	100 ^{0/0} 3

Mengen fangen, der Prozentanteil in der verfütterten Nahrung ist dann gering. Ist dagegen die Abundanz im Benthos gering oder Null, so kann der HR-Anteil dieser Art trotzdem relativ groß sein, weil die Art momentan Flugzeit hat und *Cinclus* die Imagines viel leichter erbeuten kann als die Larven.

(d) Diptera

Erläuterungen zu Tabelle 29:

Im Unterschied zu den Übersichtstabellen der drei vorgenannten Beutetierordnungen zeigt Tabelle 29 jeweils die Anzahlen der Beutetiergruppen und keine Prozentanteile. Abundanzwerte im Jahresmittel (BA 1) sind für diese Ordnung noch nicht ermittelt worden.

Am häufigsten kamen im Benthos (BA 2) die Larven bzw. Puppen von *Prosimulium*, *Chironomidae*, *Liponeura* und *Dicranota* vor. Im entnommenen Futter waren am zahlreichsten: Limoniinae, *Limonia albitrons* (Abb. 32), *Rhamphomyia nigripes* und *Prosimulium fuscipes* (Abb. 33).

Insgesamt befanden sich in HR an Dipteren:

101 Einzeltiere = 7 Larven, 4 Puppen, 90 Imagines von zusammen 18 systematischen Gruppen (meist Arten).

Insgesamt enthielten BA 2 an Dipteren:

1 262 Einzeltiere = 1 257 Larven, 5 Puppen von zusammen 7 systematischen Gruppen (meist Arten).

D i s k u s s i o n :

Die Unterschiede zwischen Benthos- und Halsringnachweisen sind zunächst auch bei den Dipteren durch die verschiedenen Metamorphosestadien zu erklären. Im Benthos kommen nur die Larvenstadien vor. *Cinclus* fängt aber sehr oft die weichhäutigen Dipterenimagines, wie der hohe Anteil in HR bestätigt. Eigenartigerweise waren keine *Prosimulium*- und *Chironomiden*larven in HR zu finden. Eine Abneigung oder Ablehnung dieser Tiere durch die nahrungssuchende Wasseramsel ist möglich. Es ist wohl auszuschließen, daß diese zarten Larven in den eingespeichelten Halsringfutterballen aufgelöst und bei der Bestimmung nicht mehr erkannt worden sind. Die stärker chitinierten Körperteile hätten bei der Analyse der Halsringproben gefunden werden müssen. Daß die jagende Wasseramsel diese Larven wegen ihrer geringen Körpergröße übersehen hat, kann nicht angenommen werden, weil der Vogel auch andere kleine Dipterenlarven z. B. *Liponeura* erbeutet. Auch auffallend kleine Imagines wie von *Prosimulium* spec. und 1 Imago von *Chironomidae* gen. spec. konnten im Futter nachgewiesen werden (Abb. 33). — Ausgesprochen stenöke Formen sind die *Blepharoceriden*larven, die ausschließlich den Bergbach, und zwar die strömungsreichsten Choriotope des Benthals besiedeln (Gattung *Liponeura*, Abb. 34). Sie sitzen auf den Steinen, über die das Wasser mit größter Wucht hinwegfließt. Die bis etwa 1 cm großen Larven haften



Abb. 32: Dipteren- und Homopteren-Imagines in Halsringproben.

- 1— 3: *Limonia albitrons* (Meigen) (Limoniidae, Stelzmücken).
 4: *Limoniinae* gen. spec. ♂ (Limoniidae, Stelzmücken).
 5: *Limoniinae* gen. spec. ♀ (Limoniidae, Stelzmücken).
 6: *Xanthempis aequalis* (Loew) ♀ (Empididae, Tanzfliegen).
 7: *Limnophilini* gen. spec. (Limoniidae, Stelzmücken).
 8—12: *Rhamphomyia (Megacyttarus) nigripes* (Fabr.) ♂ (Empididae, Tanzfliegen).
 13: *Rhamphomyia (Megacyttarus) nigripes* (Fabr.) ♀ (Empididae, Tanzfliegen).
 14, 15: *Empis (Rhagionempis) variegata* (Meigen) ♂ (Empididae, Tanzfliegen).
 16: *Empis (Rhagionempis) variegata* (Meigen) ♀ (Empididae, Tanzfliegen).
 17: 7 *Prosimulium fuscipes* (Roser) (Melusinidae, Kriebelmücken).
 18: 13 *Psylla* spec., 10 ♂ und 3 ♀ (Psyllidae, Blattflöhe oder Springläuse).



Abb. 33: Kleine Dipteren-Imagines in Halsringproben.

Links oben 2 *Prosimulium fuscipes* (Simuliidae, Kriebelmücken).
Links unten *Rhamphomyia (Megacyttarus) nigripes* ♂ (Empididae, Tanzfliegen).

Rechts oben = Unbestimmbare Mücke, nur 3,5 mm groß (Nematocera, Mücken).

Rechts unten = Unbestimmbare Zuckmücke, nur 2 mm groß, ♂ (Chironomidae, Zuckmücken).

Skala in Millimetern.

sich mit den 6 großen Saugnäpfen ihrer Bauchseite so fest, daß man sie oft nur mit Hilfe eines Taschenmessers ablösen kann (Engelhardt 1962). „Diese Saugnäpfe gehören zu den technisch vollkommensten im Tierreich, sie haften so fest auf der Unterlage, daß man eine *Liponeura*-Larve nicht mit Gewalt von der Steinfläche lösen kann: Eher zerreißt das Tier, als daß sich der Saugnapf lockerte!“ (Illies 1961).

Unter den HR-Beutetieren befanden sich jedoch 3 unversehrte Larven von *Liponeura*. Es muß also *Cinclus* gelingen, mit Hilfe des scharfkantigen Schnabels und des fein gezähnten Randes des Oberschnabels die Larven vollkommen abzuheben. Außerdem ist dadurch gesichert, daß der Vogel diese kleinen Larven in der tosenden Strömung erkennt. Ihre Bewegungsaktivität ist gering. Möglicherweise erleichtert der Kontrast der grauen Larven mit dem Untergrund das Auffinden. Ich konnte feststellen, daß die Tiere sowohl auf dunklem Basaltgeröll als auch auf hellen Sandsteinen vorkommen, wenn die Steine nur in der stärksten Strömung liegen. Auf einem weißen Blech saßen viele *Liponeura*-Larven und -puppen im tosenden Wasser des Fuldaoberlaufes. Ich konnte sie schon aus größerer Entfernung

Tabelle 29: Systematische Zugehörigkeit und Anzahl der bei Benthosanalysen zur Fütterungszeit (BA 2) und Halsringuntersuchungen (HR) festgestellten Dipteren

[illegible]

noch Tabelle 29:

Dipteren-Gruppen (systematisch)	Untersuchungsstellen (Reviere) im Rhithral der Fulda									
	1		2		3—5		6—8		9—10	
	BA 2	HR	BA 2	HR	BA 2	HR	BA 2	HR	BA 2	HR
Übertrag										
2. Orthorhapha:										
Brachycera Fliegen										
Rhagionidae Schnepfenfliegen										
<i>Atherix spec.</i>									3	
Empididae Tanzfliegen										
<i>Rhamphomyia (Rh.) libialis (Meigen)</i>		9								
<i>Rhamphomyia (Megacyttarus) nigripes (Fabr.)</i>		9			6					
<i>Hilara spec.</i>										3
<i>Empis (Rhagionempis) rustica (Fallen)</i>		1								
<i>Empis (Rhagionempis) variegata (Meigen)</i>					3					
<i>Xanthempis aequalis (Loew)</i>		3			1					
<i>Xanthempis scutella (Curtis)</i>		1								
<i>Xanthempis trigramma (Wied. apud Meig.)</i>		1								
3. Diptera: nicht näher bestimmbar	8		2		1		7	1	1	4
Anzahl Individuen insgesamt	616	53	234	0	88	34	41	5	263	10

erkennen, besonders die schwarzen Puppen (Abb. 34). Auch eine der kleinen Imagines von *Liponeura cinerascens* befand sich in den HR! Diese seltenen Dipterenstadien halten sich an geschützten Stellen des Uferbereiches auf (nahe am Wasser, z. B. unter Blättern) und werden vom Menschen nur zufällig entdeckt.



Abb. 34: Lidmücken (Blepharoceriden) aus Halsringproben und Benthosanalysen. Oben links *Liponeura* spec., Puppen (4—7 mm lang).

Oben Mitte und rechts *Liponeura* spec., Larven von der Ober- und Unterseite (4—10 mm lang).

Unten *Liponeura cinerascens*, Imago (7 mm lang, mit Beinen 12 mm lang).

d) Zusammenfassung und Diskussion zu den Kapiteln 6 und 7.

Diese erste größere Nahrungsanalyse bei *Cinclus* mit Hilfe der HR-Methode verlief bei Nestlingen im Alter von 1—10 Tagen erfolgreich. Schon bei 1—2 Tage alten konnte ich die Methode versuchsweise anwenden, aber die Vögel sind noch zart, und die Ringe müssen sehr vorsichtig angelegt werden. Die besten Ergebnisse erhielt ich bei 7 Tage alten Wasserramseln. Über 10 Tage alte Nestlinge sind für die HR-Methode nicht mehr geeignet, weil sich die Ringe infolge der Bewegungsaktivität, des Wachstums der Halsmuskulatur und des Gefieders lockern und die Nahrung verschluckt wird.

C. König (briefl. 1967) fand bei 15 % der 23 untersuchten Nestlinge kein Futter, als er nach maximal 2 Stunden nach Anlegen der Halsringe zum Nest zurückkam. Bei meinen Untersuchungen hatten 49 % der 247 mit Halsringen versehenen Nestlinge keine überbrachten Nahrungstiere bei sich. Der Unterschied der beiden Ergebnisse beruht darauf, daß König eine geringere Anzahl Nestlinge und wahrscheinlich im günstigsten Alter untersuchte, während ich alle Altersstufen heranzog.

Vergleicht man das Ergebnis der Halsringanalyse mit den anderen Nahrungsuntersuchungen (Beobachtung mit Beute, Sammeln der Nahrungsreste, Speiballen-, Kot- und Magenanalysen) so brachte sie die reichhaltigste und genaueste Beutetierliste. Im Gegensatz zu anderen Untersuchungen bildeten weichhäutige Beutetiere in den Halsringproben den weitaus größten Anteil und Organismen mit hartem Skelett eine sehr geringe Menge. Vergleichende Untersuchungen über die aufgenommene Nahrung und das Nahrungsangebot bei *Cinclus* sind in der Literatur nicht zu finden. Differenzen zwischen den beiden Benthosanalysen beruhen darauf, daß BA 1 das Jahresmittel und BA 2 der Mittelwert der Analysen zur Fütterungszeit ist. Daraus ist zu ersehen, daß ein sehr unterschiedliches Nahrungsangebot in den verschiedenen Jahreszeiten besteht. Der Einwand, die Benthosanalysen zeigten nur einen Teilbereich des gesamten Nahrungsangebots der Wasseramsel, ist berechtigt. Trotzdem scheint mir der Vergleich wertvoll zu sein, weil das Benthos das Hauptjagdgebiet von *Cinclus* ist und die Organismen des Benthos den Grundstock der Wasseramselnahrung bilden. Durch die relativ genaue Bestimmung der in den Halsringproben vorliegenden Beutetiere konnte der Anteil der Nahrung aus dem Gewässer, vom Ufer und der Luft ermittelt werden. Diese Ergebnisse ermöglichen die Feststellung der unterschiedlichen Anteile der Larven, Puppen und Imaginalstadien und sogar der weiblichen und männlichen Imagines bei Baetis in den Rhithralbiotopen. Dadurch wurde deutlich, wie mannigfach die Nahrung der Wasseramsel in Wirklichkeit ist.

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen wurden schließlich mit der Lebensweise der Beutetiergruppen und deren Stadien verglichen. Für die einzelnen Formen sind der Aufenthaltsort, die Bewegungsweise und das Fluchtverhalten kennzeichnend. Es besteht offenbar eine Beziehung zwischen diesen Faktoren und dem Fangerfolg der Vögel.

8. Fütterungsversuche an Käfigvögeln

a) Haltung und Aufzucht

Nach A. E. Brehm (1876) hat schon J. M. Bechstein († 1822) erwähnt, daß man den „Wasserschwätzer“ mit Fliegen, Ameisenpuppen und sonstigen Leckerbissen an Nachtigallenfutter gewöhnen und dann „geraume Zeit“ in Gefangenschaft halten könne. Bis heute ist es jedoch trotz vieler Versuche nur wenigen Vogelliehabern gelungen, diese Vogelart längere Zeit, also mehrere Wochen und Monate nach der Eingewöhnung oder Aufzucht, am Leben zu erhalten.

(1) Haltung von 3 Altvögeln

Ad ♀ 4. 12. 1965 — 3. 4. 1966 weißer Ring (W)

Ad ♂ 25. 12. 1967 — 30. 12. 1967 schwarzer Ring (S)

Ad ♀ 1. 8. 1969 — 6. 8. 1969 blauer Ring (B)

W starb nach 5 Monaten an Zehengeschwüren, die anderen wurden nach kurzer Haltung wieder an der Fangstelle freigelassen.

Die Frischfänge kamen zunächst in einen kleinen Eingewöhnungskäfig, der in den ersten Tagen ganz, später teilweise mit einem Tuch bedeckt war. Nach 4 Tagen wurden die Vögel in eine Kellervoliere gebracht, die durch einen Lichtschacht Zugang zu einem Käfig im Freien hatte. Schließlich erfolgte Umzug in die geräumige Gartenvoliere mit künstlichem Wasserfall und Wasserbecken (Umwälzanlage).

Bisher wurde bei der Haltung auf einen Unterschied der Geschlechter nicht geachtet. Männliche Wasseramseln bewegten sich schon nach dem Fang, wenn ich sie zur Beringung in der Hand hielt, viel lebhafter als die Weibchen. Die ruhigen, kleineren und anpassungsfähigeren Weibchen eignen sich offenbar besser zur Haltung. Die beiden weiblichen Vögel wurden schon nach 2—4 Tagen zutraulich und kamen in Anwesenheit des Pflegers zum Futterteller. Wasser habe ich zunächst nur in kleinem Napf geboten („trockene Methode“ nach Herrmann 1894 und Perzina 1897), später dann reichlich. Die Vögel zeigten bald das Bedürfnis zu baden; dabei durchnäßten sie das Gefieder. Es scheint eine Beziehung zwischen der Ernährung und der Wasserfestigkeit des Gefieders zu bestehen. Erhielten die Wasseramseln Futter, das aus Mehlwürmern (*Tenebrio molitor*, L.), hochwertigem Weichfutter und Beikost bestand, so kränkelten sie bald, das Gefieder lockerte sich, die Lebhaftigkeit ließ nach und es traten an den Zehen Entzündungen auf (ebenso Braun 1924 und Schmidl 1960). Nach Hoppe (1968) handelt es sich um Avitaminosen infolge starker Mehlwurmfütterung. Gab ich den Wasseramseln keine Mehlwürmer aber viel Frischfutter, so blieben sie gesund. Ihr Gefieder lag dicht an, es war wasserfest und trocknete, wenn es teilweise durchnäßt war, relativ schnell. Schon Perzina (1897) hat auf die Beziehung zwischen Wasserfestigkeit und Wohlbefinden bei *Alcedo* und *Cinclus* hingewiesen.

Ich habe die Vögel schließlich nur noch mit Frischfutter ernährt, das ich mit dem PKW täglich in großen flachen Wannen holte. Mit einem Käscher wurden Kleintiere verschiener Art aus Bächen und Wiesengraben gesammelt und den Vögeln in flachen Schalen fortlaufend (im Abstand bis zu 30 Minuten) geboten.

(2) Aufzucht von 2 Nestlingen

♂ gelb beringt (G)

♀ rot beringt (R)

Sie wurden einem Nest mit insgesamt 5 Nestlingen am 23. 6. 1968 im Alter von 13 Tagen entnommen. Die Aufzucht erfolgte in einem alten Wasseramselnest mit trockener Blatteinlage (Abb. 35). Am 2. 7. kamen sie in die Gartenvoliere.

Abb. 35: Aufzucht von zwei Nestlingen in einem alten Wasserramsel-nest.

Unten im Alter von 14, oben von 21 Tagen.



Daß sich die Wasseramsel „als Versuchstier absolut nicht eignet“ (Reichholf 1968) trifft in dieser strengen Formulierung nicht zu. Die Haltung dieser Vogelart erfordert aber ganz besondere Voraussetzungen, vor allem eine außergewöhnlich aufmerksame Pflege. Ständige Versorgung mit verschiedenen Wassertierchen ist Voraussetzung der Haltung. In einer größeren Wanne im kühlen Kellerraum konnte ich die Nahrungstiere zusammen mit Wasserpflanzen und bei Frischwasserzufluß jeweils für einige Stunden am Leben erhalten.

b) *Fütterung mit verschiedenen Tieren (selektive Nahrungsaufnahme)*

Den Vögeln wurden in der Gartenvoliere im Abstand von 15 bis 60 Minuten flache Schalen mit Nahrungstieren gegeben, in denen das Wasser 5 mm hoch stand. Außen an der Voliere stehend konnte ich alle Einzelheiten der Nahrungswahl feststellen. Außerdem wurden die Aufzuchtvögel mehrmals an den Fuldafluß gebracht und in einem Transportkäfig bei der Aufnahme von Nahrungstieren beobachtet. Dieser Käfig ohne Bodenteil konnte zusammengelegt werden und teils am Ufer, teils im Wasser oder auch ganz in das flache Wasser gestellt werden (Abb. 36).



Abb. 36: Aufgezoogene Wasseramseln in einem zusammenlegbaren Transportkäfig bei der Nahrungssuche am Flußufer. Die beiden Vögel G und R vorne links bzw. hinten rechts im Käfig.

Tabelle 30: Fütterung der Käfigvögel mit verschiedenen Tieren
 + aufgenommen und verschluckt, ++ aufgenommen und vor dem
 Verschlucken gewalkt, +++ aufgenommen und gewalkt, aber wieder
 fallen gelassen, — nicht aufgenommen; La Larvenstadien.

Nahrungstiere	Größe in mm	Käfigvögel				
		R	G	W	S	B
<i>Planaria</i> spec.	3—10	+	+	+	+	
Tubificidae, versch. Arten	5—15	+	+			+
<i>Lumbricus</i> spec.	30—40	—	—	—		—
Hirudinea, versch. Arten	20—30	+	—	+	+	+
<i>Daphnia pulex</i>	1—2	—	—			
<i>Asellus aquaticus</i>	5—10	++	++	++	++	++
<i>Oniscus asellus</i>	10	++	++	++	++	
<i>Gammarus</i> spec.	2—4	+	+	+	+	+
<i>Gammarus</i> spec.	5—10	++	++	++	++	++
Arachnoidea, versch. Arten	2—5	+	+	+	+	
Ephemeroptera La, versch. Arten	2—5	+	+	+	+	+
Ephemeroptera La, versch. Arten	5—15	++	++	++	++	++
Odonata La, versch. Arten	5—15	+	+		+	+
<i>Gerris</i> und <i>Velia</i> spec.	5	+	+	+	+	
<i>Gerris</i> und <i>Velia</i> spec.	10	++	+	+	++	
<i>Notonecta</i> spec.	5	++—	++	—	++	—
<i>Notonecta</i> spec.	13	++—	—	—	—	
<i>Nepa rubra</i>	10—15	—	++	++	—	
<i>Lasius niger</i>	3—10	++	++	++		
Coleoptera, versch. Arten	2—5	++	++—	++	++	++—
Coleoptera, versch. Arten	5—10	++	—	++	++—	—
<i>Tenebrio molitor</i>	12	++	++	++	++	++
Coleoptera La, versch. Arten	2—10	+	+	+	+	+
<i>Tenebrio molitor</i> , La	15—20	+	+	+	+	+
Trichoptera La	4—20	++	++	++	++	++
Chironomidae La, versch. Arten	10	+	—	—	+	
Simuliidae La	3—5	—	+	—	—	
<i>Ancylus fluviatilis</i>	2—5	++	++	—		
Gastropoda, versch. Arten	5—10	++	++—			
<i>Salmo trutta fario</i>	7	+	+		++	—
<i>Salmo trutta fario</i>	10	++	++	++—	++	—
<i>Salmo trutta fario</i>	15—20	++	++—	++—	++—	—
<i>Salmo trutta fario</i>	> 20	++—	++—	—	—	—
<i>Phoxinus phoxinus</i>	20	++	++			
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	15	++	++—	—		
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	25	++	++—	++—	++—	—
<i>Rana temporaria</i> La.	10—15	++	++	—	—	
<i>Rana temporaria</i> La.	20	++—	++—			

Feststellungen zur selektiven Nahrungswahl (Tab. 30):

Die Vögel haben die verschiedensten Tierarten verzehrt. Auch Landtiere, die nicht oder selten am Gewässer vorkommen, wurden aufgenommen (z. B. *Tenebrio molitor*, *Lasius niger* und *Oniscus asellus*). —

Kleine Tiere wurden von den meisten Vögeln bevorzugt genommen, besonders die 2—5 mm großen. —

Von besonderer Bedeutung für die Eignung als Nahrung scheint der Grad der Sklerotisierung des Außenskeletts zu sein. Stark gepanzerte Formen wurden gemieden oder nach dem Walken fallen gelassen, z. B. größere Notonecten, Dytisciden, Gastropoden. Übrigens wurden die meisten Beutetiere vor dem Verschlucken mit dem Schnabel gewalkt und nur sehr weiche und kleine Formen direkt verschluckt. —

Unruhig zappelnde und sich schnell fortbewegende Tiere erregten die besondere Aufmerksamkeit der Käfigvögel. Sie schnappten sehr geschickt und zielsicher nach ihnen. Auch größere Fische und größere Dytisciden, die nie gefressen wurden, haben die Wasserramseln, offenbar weil sie sich so heftig bewegten, gefaßt und an Land geworfen. Ich konnte auch beobachten, wie die Vögel Jagd auf still sitzende Tiere machten, z. B. auf ruhig an der Schale verharrende kleine und große Ephemeropterenlarven. Offensichtlich hatten sie diese Organismen als Nahrung erkannt.

Je nach dem Grad der Sättigung haben die Vögel ihre Nahrungswahl etwas geändert. Hatten sie Hunger, nahmen sie Tiere auf, die sonst liegen geblieben wären. wie z. B. kleine Froschlarven, Fische von 10—20 mm Länge und Heteropteren. —

Auch war Spezialisierung festzustellen, z. B. nahm G regelmäßig Simuliidenlarven auf, dagegen R nie. Bei ausschließlicher Gammaridenernährung suchte G zuerst die großen Individuen und mied die ganz kleinen, R verhielt sich genau umgekehrt. —

Während alle Altvögel Stichlinge unbeachtet ließen oder nach kurzem Packen und Walken an Land warfen, verzehrte R einen 27 mm großen *Gasterosteus*, nachdem er den die Stacheln spreizenden Fisch mehrfach mit dem Schnabel gedrückt und auf den Boden geworfen hatte.

Durch Walken, Schleudern und Aufschlagen der Köcher an den Boden oder Steine gelang es den Altvögeln und Aufzuchtvogel G die Köcherfliegenlarven zu gewinnen (Jost 1972). —

War die Nahrung reichhaltig, so konnte stets eine bestimmte Reihenfolge der Nahrungsaufnahme beobachtet werden.

Bevorzugt verzehrt wurden:

- Ephemeroptera-Larven
- Tenebrio-molitor*-Larven und -Imagines
- Trichoptera-Larven
- Arachnoidea
- Odonata-Larven u. a.

Später aufgenommen wurden: Gammariden
 Ancylus fluviatilis
 Pisces
 Heteroptera u. a.

Grundsätzlich können die Ergebnisse der Fütterungsversuche an Käfigvögeln nicht direkt auf die Verhältnisse im Lebensraum übertragen werden. Es ist aber zu erwarten, daß sie im Vergleich mit den anderen Untersuchungsergebnissen wertvolle Hinweise geben, um schließlich das Gesamtschema der Wasseramselnahrung zu finden.

9. Periodizität der Ernährung im Laufe des Jahres

a) Brutzeit und Nahrungsangebot

(1) Bisherige Feststellungen

Im allgemeinen liegt die Brutzeit der verschiedenen Vogelarten jahreszeitlich so, daß zur Zeit der Jungenaufzucht gute, möglichst sogar die besten Ernährungsverhältnisse des ganzen Jahres herrschen und außerdem noch genügend Zeit bis zum Wiedereintritt ungünstigerer Lebensbedingungen für die Entwicklung der Jungvögel zur Verfügung steht (Berndt-Meise 1959).

Die Wasseramsel gehört zu den Vogelarten, die besonders früh im Jahr mit der Brutzeit beginnen. Nach meinen Beobachtungen haben die Vögel schon im Februar und März mit dem Nestbau begonnen, wenn noch Schnee und Eis Steine und Ufer überziehen. Oft erfolgte das Bauen schnell und eilig, sobald warme Witterung einsetzte. Nur das Gefrieren der feuchten Moosnester und sehr hoher Wasserstand hielten die Vögel vom Weiterbau kurzzeitig ab. Die Eiablage erfolgte im Untersuchungsgebiet frühestens Anfang März. Dies entspricht der allgemein für Deutschland geltenden Angabe für zeitigen Legebeginn (Creutz 1966). Vereinzelte Gelegefunde im Februar in verschiedenen Teilen Mitteleuropas dürften durch ungewöhnlich milde Winter und sehr günstige örtliche Brutverhältnisse bedingt gewesen sein.

Was veranlaßt *Cinclus* trotz ungünstiger Witterung schon so früh mit dem Brüten zu beginnen? Liegt es auch hier daran, daß die Brutperiode mit der Zeit des höchsten Nahrungsangebotes zusammenfällt? Sollten wirklich im zeitigen Frühjahr in den kalten Fließgewässern, wenn noch Eis und Schnee zeitweilig die Wasserflächen, Ufer und Steine bedecken, für die Wasseramseln die günstigsten Nahrungsbedingungen bestehen?

Meines Wissens haben bisher nur Haempel, Schuster und Creutz zu dieser Frage Stellung genommen. Nach Haempel (1924) ist sowohl im Winter wie im Frühjahr „die Kleintierfauna in ihrer Entwicklung noch weit zurück, die Nahrung muß

daher, zumal das Nahrungsbedürfnis der Jungen ein großes ist, mit Fischen gedeckt werden, wofür sich die junge, noch hilflose Salmonidenbrut besonders eignet. Erst im Sommer, wenn die niedere Fauna zur vollen Entwicklung gelangt ist, bildet diese wieder die Hauptnahrung."

Haempel stellt also fest, daß auch bei der Wasseramsel die Brutzeit in der Zeit günstiger Ernährungsbedingungen liegt, nämlich dann, wenn junge Forellen vorkommen. Wie meine Untersuchungen ergaben, waren Jungfische aber sehr selten in der Nestlingsnahrung zu finden. Der frühe Brutbeginn kann also nicht durch das Vorkommen von Jungfischen bedingt sein.

Schuster (1953) urteilt: „Der Zeitpunkt des Brutablaufs bei der Wasseramsel scheint mir ein deutlicher Beweis dafür zu sein, daß die Theorie, wonach das Brutgeschäft der Vögel zeitlich stets so liege, daß zur Zeit der Jungenaufzucht ein Maximum an Nahrung zur Verfügung stehe, keineswegs allgemeingültig ist. Niemand wird behaupten wollen, daß sich zur Zeit der Jungenaufzucht der Wasseramsel, d. h. Anfang bis Ende April, das Leben der niederen Wassertierwelt in unseren, zu dieser Zeit noch eiskalten Gebirgsbächen zur vollen Höhe entwickelt habe. Die Aufzucht der ersten Brut der Wasseramsel fällt also in eine relativ nahrungsarme Zeit."

Schuster nimmt also an, daß die gesamte Tierwelt im zeitigen Frühjahr noch nicht entwickelt sei und daß zu dieser Zeit ein Minimum an Nahrung bestehe. Wenn aber die Aufzucht der ersten Brut in eine nahrungsarme Zeit fallen soll, wie ist es dann zu erklären, daß nach allgemeinen Feststellungen die Gelege der ersten Brut deutlich mehr Eier aufweisen als die der Zweit- und Ersatzbruten?

Creutz (1966) bemerkt zur Frage des frühen Brutbeginns bei *Cinclus*, daß auf milde Winter ein früher, auf harte ein verzögerter Brutbeginn folge. Der Brutbeginn sei also „witterungsbedingt und kaum — wie bei anderen Vogelarten — von Ankunft, Nahrung oder anderen Faktoren abhängig". Umgekehrt wie Schuster ist Creutz der Ansicht, daß während der gesamten Brutzeit und „selbst bei sehr frühen Bruten kaum Nahrungsorgen bestehen", das heißt, daß nach seiner Meinung in dieser Jahreszeit stets ausreichend Beutetiere vorhanden sind.

Zweifellos hat die Witterung eine direkte Wirkung auf den Beginn der Brutzeit. Ist dieser Einfluß aber so wesentlich? Kann sie nicht vielmehr nur den Beginn des Nestbaues und der Eiablage in bestimmten Grenzen verschieben? Schließlich lassen sich Wasseramseln, wenn nicht gerade sehr strenger Frost oder hoher Wasserstand herrschen, von dem Wetter (Schnee, Regen) nicht abhalten, ihr Nest fertigzustellen und ihre Eier zu bebrüten. Wegen dieser „Wetterfestigkeit" gegenüber der Ungunst des Nachwinters erscheint uns gerade *Cinclus* als eine Vogelart, die relativ unabhängig von den Einflüssen meteorologischer Faktoren lebt. Offenbar steht der frühe Beginn der Brutperiode primär mit einem oder mehreren anderen Faktoren in Beziehung.

Zusammenfassend kann man sagen, daß zur Frage des frühen Brutbeginnes bei *Cinclus* exakte Angaben fehlen. Vor allem ist ein Vergleich zwischen der genau ermittelten Aufzuchszeit der Nestlinge (Zeit des größten Nahrungsbedarfes) und dem zu dieser Zeit in den Rheobiotopen vorkommenden Bestand an Nahrungstieren notwendig unter Berücksichtigung der gesamten Metamorphose dieser Organismen.

(2) Aufzuchszeit und Führungszeit

Durchschnittlich betragen die Aufzuchszeit 20 (18—29) und die Führungszeit etwa 14 Tage (Creutz 1966). Zur Ermittlung der Lage dieser Zeiten im Jahreslauf wurden von 1965 bis 1970 die Wasseramselnester im Untersuchungsgebiet gesucht und Anzahl und Alter der Nestlinge (Schlüpftermin, Gewicht und Flügellänge) festgestellt. Insgesamt konnten 550 Nestlinge in diesen Jahren im Untersuchungsgebiet kontrolliert werden (Abb. 37). Nach einem Maximum am 20. 4. (1. Brut) steigt die Zahl der vorkommenden Nestlinge am 2. 5. auf den höchsten Wert von fast 210 (Ersatzbruten, gewöhnliche Einzelbruten). Nach einem Rückgang bis zum 24. Mai folgt ein weiterer Anstieg bis zum 5. 6. (Höhepunkt der 2. Brut). Die gesamte für diese Jahre ermittelte Breite der Aufzuchszeit reicht vom 29. 3. bis 4. 7. Die Führungszeit erstreckt sich entsprechend etwa von Mitte April bis Mitte Juli.

(3) Zu den Halsringuntersuchungen und Benthosanalysen

Diese Untersuchungen ergaben, daß die Nestlingsnahrung entsprechend dem Angebot des Benthos aus verschiedensten Beutetieren, die in unterschiedlichen Entwicklungsstadien auftraten, bestand. Die in Beutetiergruppen geordneten Anteile an Larven, Puppen und Imagines wurden bereits eingehend erläutert.

Durch die dargelegten Untersuchungsergebnisse ist bewiesen, daß zur Aufzuchszeit der Wasseramseln keinesfalls Nahrungsarmut in den Fließgewässern herrscht, wie es Haempel und Schuster angeben, sondern ein sowohl an Arten als auch an Entwicklungsstadien mannigfaltiges und zumindestens an Menge ausreichendes Nahrungsangebot zur Verfügung steht.

(4) Vergleich mit den Entwicklungsstadien der Beutetiere im Frühling

Für einen Vergleich der gesamten Aufzuchszeit der Nestlinge mit den zu dieser Zeit in den Rheobiotopen vorkommenden Beutetierstadien steht zunächst eine Versuchsreihe von Illies (1971) zur Verfügung (Abb. 37). In einem Glashaus, das über dem Breitenbach errichtet wurde, konnten regelmäßig die schlüpfenden Imagines der Wasserinsekten gezählt werden. Nach Mitteilung von Illies (mdl.) dürften die am Breitenbach (einem kleinen Nebengewässer der Fulda im Norden des Untersuchungsgebietes) festgestellten Flugzeiten für unser Gebiet allgemeine Gültigkeit haben.

Zuerst traten Ende April die Plecopteren in größerer Zahl auf und erreichten einen Monat später den Höhepunkt ihrer Flugzeit. Ende Mai nahm die Zahl der Trichopteren-Imagines rasch zu. Erst in der zweiten Julihälfte erschienen die Ephemeropteren in großer Zahl. Die Flugzeiten dieser drei Insektenordnungen folgen also regelmäßig aufeinander.



Abb. 37: Die Nestlingszeit von 550 Wasserramseln im Untersuchungsgebiet 1965—70 in Beziehung zu den Flugzeiten von drei Insektenordnungen am Breitenbach/Fulda (Flugzeiten nach Illies 1971).

Sehr deutlich zeigt Abbildung 37 wie die gesamte Breite der Aufzuchtzeit der Wasserramseln dieser Folge der Flugzeiten vorangestellt ist. Schon Ende März wurden die ersten und Anfang Mai die meisten Nestlinge gefunden. Weiterhin nahm die Zahl der Nestjungen während der Zeiten maximalen Auftretens von Imagines eher ab als zu. So entspricht dem zahlreicheren Vorkommen von Steinfliegen Ende Mai—Anfang Juni nur ein kleiner Anstieg der Nestlingszahl. Während der gewaltigen Zunahme der Köcherfliegen und ihrer Hauptflugzeit nahm die Zahl der Nestlinge rasch ab. Das zeigt, daß offenbar die Aufzuchtzeit von *Cinclus* nicht der Flugzeit der Hauptnahrungstiere, sondern der vorangegangenen Entwicklungsphase zugeordnet ist.

Diese Feststellung wird durch den Vergleich mit Angaben der allgemeinen Flugzeiten dieser Insekten aus der Literatur bestätigt. Die gesamte Breite der Aufzuchtzeit von *Cinclus* liegt nicht im Zeitraum der Flugzeiten dieser Insekten, im Juni bis August, sondern früher (Abb. 38). Sie umfaßt bei vielen Insekten noch die Endphase des Larvenstadiums, das Subimaginalstadium der Ephemeropteren, das Puppenstadium der Trichopteren und reicht schließlich in die Flugzeit vieler Arten hinein.

Da das Maximum der Nestlingszahl schon am 2. Mai erreicht war, scheint also die Ernährung der Wasserramsel mehr auf die schlüpfbereiten älteren Larven ausgerichtet zu sein als auf die Imagines.

(5) Diskussion des Ergebnisses

Erst durch eine für unsere Gewässer auch in quantitativer Hinsicht ausreichende Übersicht des jahreszeitlichen Wechsels der Tierbestände in den Rheobiozönosen wird es möglich sein, die hier gestellte Frage nach dem Nahrungsangebot endgültig zu beantworten. Die Ergebnisse der mir vorliegenden limnologischen und entomologischen Untersuchungen weisen aber darauf hin, daß sehr wohl im April—Juni zur Aufzucht der Wasserramselnestlinge günstige Ernährungsbedingungen bestehen.

Nach Wesenburg-Lund (1943) kommen im Frühling im Bachbett zu Tausenden Köcherfliegen, Eintagsfliegen, Perliden, Käfer, Schlupfwespen und Bachmücken vor. Sie lassen sich unter den blanken Steinen nieder, über die das Wasser schäumend dahinstürzt.

Schon Herrmann (1893) fand selbst in stärksten Wintern massenhaft Insekten im Schlamm und in dem gefallenem Laub in den Bächen. Sammlern von Trichopterenlarven ist bekannt, daß sie im Frühjahr, wenn das Wasser noch sehr kalt ist, den größten Fangerfolg haben. So wies Kremlitschka (1969) darauf hin, daß im Frühjahr die Köcherfliegenlarven „massenhaft vorkommen“. Auch Klaas (1952 a) stellte reichliches Vorkommen von Köcherfliegenlarven in den Wintermonaten fest. Das selbst in strengen und langen Wintern ununterbrochene von Witterungseinflüssen unabhängige Wachstum der Steinfliegen im Oberlauf der Fließgewässer wird durch den außerordentlich niedrigen „Entwicklungsnullpunkt“ (Friederichs) dieser Insektengruppe erklärt.

Im Sommer bis in den Herbst sind viele Insektenlarven zwar zahlreich, aber als sehr kleine Larvenstadien im Gewässer zu finden. Erst im Winter

und Frühjahr, gegen Ende der Larvenzeit, wachsen sie zu großen Larven heran („Nymphen“ bei Ephemeropteren nach Lamarck). Jetzt enthalten sie die meisten Nährstoffe und stellen die beste Nahrung für die Konsumenten wie Fische und Wasserramsel dar. Nach Ulmer (1925) schreiten die Köcherfliegenlarven zur Verpuppung, wenn sie sich „einen tüchtigen Fettkörper zugelegt haben“. Ulmer kennzeichnet die „reiche Entwicklung der Fauna in den Winter- und Frühlingsmonaten“ sehr treffend: „alle echten Bachbewohner sind stenotherme Kaltwassertiere, sie fressen und wachsen im Winterwasser mindestens ebenso gut wie in der warmen Jahreszeit, und auch oder gerade im Winter enthält der Bach genügend Nährstoffe. — In den Sommermonaten ist die Menge der Larven und Puppen viel geringer und weniger auffällig, weil die meisten Arten ausgeschlüpft sind und nur ihre Eier und jugendlichen Stadien im Bache sich finden. Dazu kommt noch, daß diese jugendlichen Stadien oft gar nicht auf den mehr oder weniger nackten Steinen sich aufhalten, wo sie später leben, sondern in den Algen- und Moospolstern, von wo sie dann später auswandern“. — Im Winter bauen die Hydropsychiden meistens keine Gespinste, im Sommer dagegen sehr kunstvolle. Ob die Wasserramsel diese im Winter deshalb leichter erbeuten kann?

Die Puppen der Trichopteren sind wie die älteren Larven von den Vögeln sehr begehrt, aber am schwierigsten zu erlangen. Alle Trichopterenlarven in unseren Gewässern bauen Puppengehäuse und heften sie an Steinen fest. Oft findet man viele vergesellschaftet an der Unterseite der Steine (z. B. *Stenophylax* in unseren Gebirgsbächen) und in kaum erreichbaren Bezirken des Interlithals.

Für die nahrungssuchende Wasserramsel ist das Verhalten der Organismen je nach den Änderungen der exogenen und endogenen Faktoren von großer Bedeutung. Je nach den Schwankungen der Wassertemperatur, der Strömung und Lichtstärke verkriechen sich manche Benthosbesiedler in den Bewuchs der Steine und in Schlupfwinkel oder sie kommen gerade dann aus diesen hervor. Ein sehr großer Vorteil für die Nahrungssuche im Frühjahr ist die Änderung im Verhalten der Larven. Zur Verwandlung streben sie nun zum Licht hin (positive Phototaxis) und gelangen zur Wasseroberfläche. Hier schlüpft aus den an auffälligen Stellen (Wasseroberfläche, herabhängenden Zweigen, aus dem Wasser ragenden Pflanzen und Steinen) befindlichen Larven der Ephemeropteren die Subimago, aus den durch ihre großen und dunklen Flügelscheiden kenntlichen alten Plecopterenlarven die Imago und aus der im Wasser freibeweglichen Entwicklungsphase der Trichopteren das flugfähige Endstadium. Durch Wartejagd hat es die Wasserramsel sicher sehr leicht, alle diese nährstoffreichen Umwandlungsstadien der Reihe nach zu erlangen.

Die Imagines der Nahrungstiere sind durch Auflesen und Warteflugjagd schnell zu fassen. Sie stellen zwar eine nährstoffarme Nahrung dar, aber sie

kommen zeitweise in großen Mengen vor. Besonders die in Kopula befindlichen Tiere wie auch die zur Eiablage an die Wasseroberfläche kommenden Weibchen (größer als Männchen) werden unschwer erbeutet.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß während der Zeit der Fütterung der Wasseramselnestlinge aus folgenden Gründen *sogar optimale Nahrungsbedingungen* in der Rheobiozönose des Rhithrals bestehen:

Verschiedenste Nahrungstiere kommen vor (Artenreichtum). —

In dieser Zeit stehen verschiedene Entwicklungsstadien der unterschiedlichsten Arten zur Verfügung (ältere Larven-Puppen-Subimagines-Imagines). Besonders die schlupffreien Larven sind nährstoffreich. Die Altvögel haben Auswahlmöglichkeit je nach Alter der Nestlinge. —

Viele Nahrungstiere sind jetzt am leichtesten zu erbeuten (am Ufer und der Wasseroberfläche erscheinende und schlüpfende Tiere).

b) *Zusammensetzung der Nahrung im Laufe des Jahres*

Die dargelegten Ergebnisse der verschiedenen und zu allen Jahreszeiten durchgeführten Untersuchungen ermöglichen eine erste allgemeine Übersicht des jahreszeitlichen Wechsels in der Ernährung der Wasseramsel (Abb. 39). Die Angaben beziehen sich auf das Untersuchungsgebiet, dürften aber im großen und ganzen für Mitteleuropa und vielleicht für das Gesamtareal von *Cinclus cinclus* zutreffen.

November—März

Die Nahrung ist im Winter im Vergleich zu den anderen Jahreszeiten artenarm. Meistens überwiegt *Gammarus spec.*, besonders bei Vögeln, die im Potamal und in kleineren Nebengewässern mit geringem Gefälle überwintern. Manche Wasseramseln verbringen die kalte Zeit an schnellfließenden, eisfreien Gewässerstrecken des Rhithrals. In ihrer Nahrung können zeitweilig Trichopterenlarven sowie auch Fische und Mollusken zahlreicher enthalten sein. Die heranwachsenden Larven der Trichopteren, Plecopteren und Ephemeropteren machen im Januar und Februar einen immer größer werdenden Anteil der Wasseramselnahrung aus. Die Speiballenanalysen zeigten aber deutlich, daß die Trichopteren nur streckenweise die Hauptnahrung bilden. Dominierende Beutetiere im Winter sind im allgemeinen die mit einem unverdaubaren Außenskelett ausgestatteten Gammariden. Die Wasseramseln gewinnen ihre Beute fast nur durch Tauchjagd.

April—Juni

In diesem Jahresabschnitt liegt die Aufzuchtzeit, die Periode größten Nahrungsverbrauchs. Offenbar besteht eine Korrelation derart, daß der erhöhte Bedarf nur jetzt quantitativ und qualitativ befriedigt werden kann, weil in dieser Phase ausgewachsene nährstoffreiche Larvenstadien neben ver-

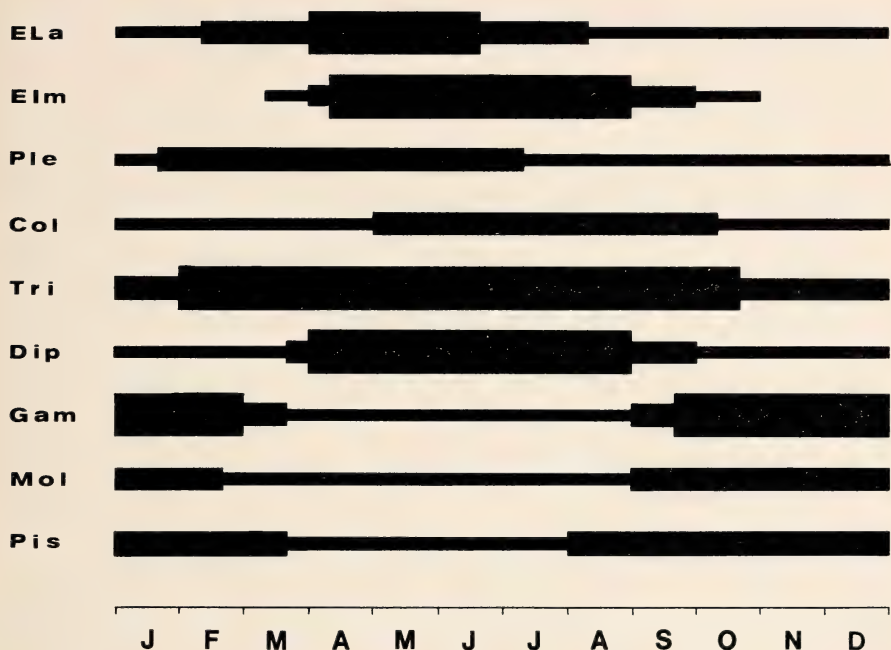


Abb. 39: Jahreszeitlicher Wechsel in der Zusammensetzung der Nahrung der Wasseramsel

Der durchschnittliche Anteil der Hauptnahrungstiere nach Magen-, Speiballen- und Halsringuntersuchungen sowie Freilandbeobachtungen. — ELa Ephemeroptera-Larven, Elm Ephemeroptera-Imagines, Ple Plecoptera, Col Coleoptera, Tri Trichoptera, Dip Diptera, Gam *Gammarus* spec., Mol Mollusca, Pis Pisces. — Schwacher Balken: selten bis gelegentlich erbeutet; mittlerer Balken: regelmäßig in geringer Zahl; starker Balken: zahlreich bis häufig.

schiedenen Umwandlungsstadien sowie vielen Imagines vorkommen. Menge und Vielfalt kennzeichnen das Nahrungsangebot. Der Fang der Beutetiere ist deshalb, aber auch wegen der jetzt hohen Vitalität und zeitweiligen positiven Phototaxis mancher Stadien, leicht möglich und außergewöhnlich erfolgreich. Weichhäutige Organismen, insbesondere die Larven und Imagines der Ephemeropteren, die Larven der Trichopteren und Dipterenimagines sind Hauptnahrungstiere.

Juli—Oktober

Das Nahrungsangebot ist weiterhin artenreich. Aber die Anzahl der typischen Fließwasserorganismen nimmt allmählich ab, weil die meisten Larven geschlüpft sind und die Imagines nach der Eiablage absterben. Diese Endstadien der Metamorphose sind zu ihren Flugzeiten zwar häufig, stellen

aber eine nährstoffarme Nahrung dar. Dafür ist die Fauna der Ufer reich entwickelt. Von den Bäumen fallen viele Insekten herunter. Auch aus den benachbarten Ökosystemen gelangen manche biotopfremde Arten an die Ufer oder treiben im Wasser. Bei Trockenheit im Sommer kommt es zu schweren Schädigungen der Gewässerfauna. Viele Organismen verkriechen sich und sind dann für die nahrungssuchenden Vögel unerreichbar. Aber der teilweise freiliegende Gewässerboden begünstigt den Fang, und die sich in Rinnsalen in der Mitte des Flußbettes sammelnden Organismen können viel leichter als sonst erbeutet werden. Im allgemeinen dürften viele kleine und weichhäutige Imagines, insbesondere Dipteren, daneben aber auch Käfer zu den häufigen Beutetieren gehören. Der Fang ist durch Warteflugjagd, Ablesen von Steinen, Ufer und Wasseroberfläche leicht möglich. Diese Bedingungen sind nun gerade für die selbständig gewordenen Jungvögel und die mausernden Vögel günstig.

Wie ändern sich die Anteile der Wasser- und Lufttiere in der Nahrung von *Cinclus* im Laufe des Jahres?

Unter Lufttieren sollen hier alle Organismen verstanden werden, die sich im Luftraum befinden, also auf Steinen, die aus dem Wasser ragen, am Ufer, auf der Vegetation sowie über dem Wasser und Ufer bis in die Höhe der Baumwipfel. Dazu werden auch die Tiere gezählt, die sich auf der Wasseroberfläche aufhalten oder ins Wasser gefallen sind und von der Strömung verfrachtet werden. — Wassertiere leben im Wasser, meistens im Benthos.

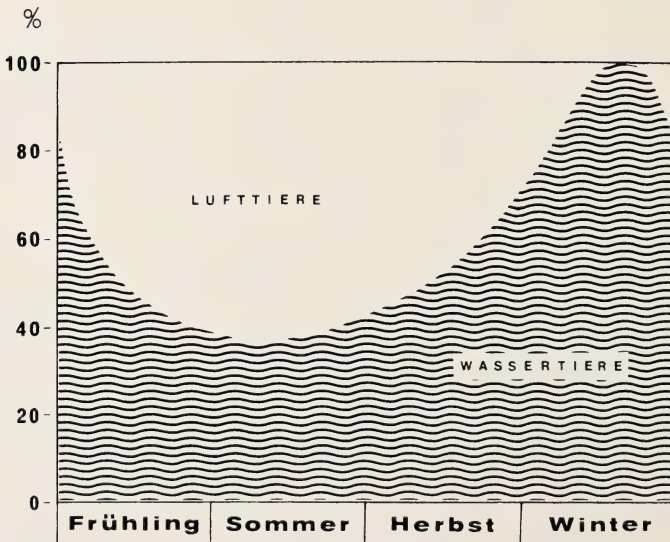


Abb. 40: Schema der Volum-Anteile (in %) von den im Wasser und an der Luft (auf herausragenden Steinen, am Ufer und im Luftraum über dem Wasser und Ufer) erbeuteten Tieren in der Nahrung der Wasserramsel im Jahreslauf.

Im Sommer ist die Hauptflugzeit der Wasserinsekten (Juni—August, Abb. 38). Der Bestand der Benthostiere nimmt ab. Bald sind die meisten Insektenlarven geschlüpft. Die Eilarven der neuen Generation sind noch klein. Vom Land her kommen aber manche Tiere zum Ufer (Abb. 40).

Durch den niedrigen Wasserstand im Sommer ist der Uferbiotop erheblich vergrößert worden und veranlaßt die Vögel vorwiegend hier ihre Beutetiere zu suchen, während er im Winter durch den hohen Stand des Wassers sehr schmal und bei Hochwasser völlig überflutet werden kann. Dann sind die Wasseramseln oft längere Zeit wegen Schnee und Frost völlig auf Wasserorganismen angewiesen. Lufttiere fehlen — von Ausnahmen abgesehen — dann ganz. — Der Wechsel von der überwiegenden Ernährung mit Wassertieren zur vorwiegenden Nahrung aus Lufttieren erfolgt offenbar im Frühling rascher als der umgekehrte Vorgang im Herbst, weil Wasseramseln aus den Winterrevieren in ihre Brutreviere übersiedeln und die Umwandlung vieler Wasserinsektenlarven rasch einsetzen kann, wenn die kalte Winterwitterung plötzlich in eine warme Wetterperiode übergeht.

III. Das Nahrungsschema der Wasseramsel

1. Ursachen der unterschiedlichen Untersuchungsergebnisse

Die Beutetierlisten der einzelnen Untersuchungen weisen deutliche Unterschiede auf. Als Ursachen kommen folgende Faktoren in Betracht:

a) *Art der Untersuchungsmethoden*

Speiballen und Magen enthielten vorwiegend Reste hartschaliger Beute. Die Halsringproben bestanden fast ausschließlich aus weichhäutigen Beutetieren. Sichtbeobachtungen wiesen auf überwiegend weiche und kleine Nahrungstiere hin, erbrachten aber ungenaue Beutetierlisten. Bei der Fütterung gekäfigter Wasseramseln wurden sowohl weiche als auch harte Beutetiere verzehrt. Auch die wenigen Beutetierlisten aus der Literatur unterscheiden sich erheblich. In Collinges Übersicht (1924—1927) der Nahrung von 14 Wasseramseln fehlen die im Benthos häufigen weichhäutigen Organismen, woran man schon erkennen kann, daß die Ergebnisse von Magenanalysen stammen. Entsprechend gründen die Angaben von Staats v. Wacquant-Geozelles (1895), wie fast alle älteren Feststellungen über die Wasseramselnahrung auf Untersuchungen des Mageninhaltes. Bei ihm wie bei den anderen Autoren — selbst bei der umfangreichsten Untersuchung des Mageninhaltes der Wasseramsel von Vollnhöfer (1906) — sind insbesondere die Ephemeropterenarten und Plecopteren nicht oder in geringem Anteil vertreten. Die Halsringuntersuchungen C. Königs (briefl.) zeigen ebenso wie die eigenen Feststellungen eine völlig andere Zusammensetzung

der Wasseramselfahrung als die Speiballen- und Magenanalysen, nämlich zu 70 % Larven der Eintags- und Steinfliegen.

b) *Änderungen im Bestand der Beutetiere*

Die Zusammensetzung der Rheobiozöosen zeigt im Gegensatz zu denen der terrestrischen Ökosysteme über mehrere Jahre hin größere Konstanz. Deshalb sind auch Schwankungen in der Ernährung der Wasseramseln von extremen Trocken- und Feuchtjahren abgesehen — im Vergleich zwischen den Jahren nicht so erheblich wie bei Vogelarten in Landbiotopen.

Dagegen war aber ein ausgeprägter jahreszeitlicher Wechsel im Nahrungsangebot festzustellen, der vor allem durch den Entwicklungszyklus vieler Nahrungstiere bedingt war. Entsprechend variierte die Nahrungszusammensetzung. So zeigte sich der Beginn der Flugzeiten der Wasserinsekten sogleich im Vorkommen der Imaginalstadien in der Nahrung der Wasseramseln.

c) *Verschiedene Nahrungsräume*

Die Wasseramseln jagen in drei verschiedenen Lebensräumen. Deshalb findet man auch verschiedene Arten von Land- und Wassertieren in der Nahrung. Wichtigster und unentbehrlichster Nahrungsraum ist der Gewässergrund (Benthal) mit seinem reichentwickelten Benthos. Dies gilt vor allem für den Winter. Vom Frühjahr bis in den Herbst bieten ihnen die Wasseroberfläche, Uferzone und der Luftraum verschiedenste Nahrung. Glogers (1834) Feststellung, daß *Cinclus* nur selten einmal am Ufer Nahrung sucht, ist nicht zutreffend.

d) *Menge und Erreichbarkeit der Beutetiere*

Viele Benthostiere halten sich unter Steinen und in Schlupfwinkeln verborgen und kommen nur bei bestimmten Umweltbedingungen oder zum Schlüpfen hervor. Die Wasseramseln können dann die Beutetiere in Menge und mit Leichtigkeit fangen z. B. bei der Verwandlung zum Imaginalstadium an der Wasseroberfläche oder am Ufer.

e) *Unterschiede durch Alter und Geschlecht der Vögel*

Nestlinge erhalten je nach Alter eine spezifische Sondernahrung, vor allem kleine und zarte Larven und Imagines. Flüge Jungvögel suchen nach dem Ausfliegen zunächst Beutetiere am Ufer und im flachen Wasser. Ob ein Unterschied in der Ernährung einjähriger und mehrjähriger Wasseramseln oder zwischen den Geschlechtern besteht, konnte nicht festgestellt werden.

f) *Nahrungsauslese*

Zur Ernährung der Nestlinge suchen die Altvögel je nach deren Alter selektiv die passenden Beutetiere, indem sie in entsprechenden Gewässerabschnitten jagen und bestimmte Jagdweisen anwenden, um die ge-

rade geeignete Beute zu gewinnen. Daß zunächst kleine und zarte und erst später (etwa vom 7. Lebenstag an) größere und härtere Tiere an die Nestlinge verfüttert werden, dürfte an der festen Beschaffenheit des Außenskeletts der Beutetiere liegen. Deshalb fehlen auch die stark gepanzerten Gammariiden, Coleopteren und Mollusken fast völlig in den Halsringproben. Merkwürdigerweise fand ich keine Planarien, Simuliiden- und Chironomidenlarven sowie keine Hirudineen. Auch Eggebrecht (1937) beobachtete das Verzehren von Egel und gehäuselosen Schnecken durch die Altvögel, ein Verfüttern dieser Tiere an die Nestlinge aber nicht.

Bei der Fütterung von Käfigvögeln konnte ich die Bevorzugung kleiner Nahrungstiere erkennen. Beobachtungen an Altvögeln im Lebensraum weisen auf eine allgemeine Vorliebe für kleinere Organismen, kleine Arten und kleine Altersstadien hin. Kleinste sich bewegende oder unbewegliche Ephemeropterenlarven wurden vom Boden einer flachen Futterschale aufgelesen. Nach Creutz (1966) verzehren Wasseramseln auch Colembolen (Springschwänze), nur etwa 2 mm lange flügellose Urinsekten, die sich mit einer Springgabel vorwärts schleudern. Hoffmann (1955) sah wie *Cinclus* die winzigen nur 1—2 mm langen Imagines der Gnitzen (*Ceratopogonidae*) von der Oberfläche von Ufersteinen aufnehmen. Auch die von Chr. L. Brehm (1856) angegebene Beobachtung von Wasseramseln, die angeblich Fett an einem Mühlrad verzehrt haben sollen, ist wahrscheinlich so zu erklären, daß die Vögel sehr kleine an dem Fett sitzende oder haftende Beutetiere aufgepickt haben. Ob auch der 1—2 mm lange Wasserfloh (*Daphnia pulex*) zu den Nahrungstieren der Wasseramsel gehört, konnte ich nicht eindeutig feststellen. Collinge (1924—1927) und Witherby (1949) führen diese Art in ihrer Nahrungsliste von *Cinclus* an.

Die Käfigvögel bevorzugten deutlich weiche Nahrung, z. B. Larven der Wasserinsekten. Hartschalige Formen wie größere Gammariiden fanden erst nach Aufnahme dieser Tiere Beachtung. Auch Braun (1924) stellte bei Käfigvögeln eine entsprechende Nahrungsauswahl fest. Zuerst verzehrten die Vögel die Larven, dann die Gammariiden und zuletzt die Fischchen. Die von König (1963) gehaltenen Wasseramseln suchten aus dem dargebotenen Futter ebenfalls zunächst die Trichopteren, danach erst die Gammariiden aus. Fische verzehrten sie nur ungern.

Speiballen-Analysen zeigten einen hohen Anteil der Gammariiden in der Winternahrung, aber nur geringes Vorkommen in den Ballen aus dem Sommer. Wie ist dies zu erklären? Die Wasseramseln haben im Frühjahr bis Sommer ein reichhaltiges Nahrungsangebot und können eine Auswahl treffen. Sie scheinen weichhäutige Arten zu bevorzugen, z. B. Trichopteren, Spinnen und Egel (nach Reutter, 1899, sogar fingerlange „gewöhnliche Flußegel“). Im Spätherbst und Winter (November—Januar) ist eine Auslese viel weniger oder nicht möglich, weil durch hohen Wasserstand, Vereisung und andere Umstände die versteckt lebenden Tiere von den Vögeln kaum erreicht

werden können. Auch sind manche Wasserinsekten zunächst noch in der Entwicklung und zu klein. So werden in vielen Revieren die Wasseramseln gezwungen sein, die vor allem in kleineren Fließgewässern oft in Massen vorkommenden Gammariden vermehrt zu verzehren. Entsprechend bilden die Vögel auch im Winter die meisten Speiballen.

Bevorzugen die Wasseramseln bei der Nahrungssuche bestimmte Bezirke des Benthals? Diese Frage ist insofern von Bedeutung, weil viele Benthostiere in engbegrenzten Rheomertopen im Benthal leben. So besiedeln Arten vorzugsweise verschiedene Seiten der Steine im fließenden Wasser. Der Vergleich mit den Beutelisten der Halsringuntersuchung ergab, daß die Wasseramseln Tiere von allen Steinseiten erbeutet haben (Tab. 31). Sie scheinen alle erreichbaren Chorio- und Merotope zu bejagen und versuchen überall mit dem Schnabel in das Inter- und Hypolithal vorzudringen.

Tabelle 31: Organismen, die im fließenden Wasser vorwiegend auf bestimmten Seiten der Steine leben (nach Geijskes 1935, aus Ambühl 1959).
x = in HR-Proben nachgewiesen.

Vorderseite und Oberseite der Steine		Der Strömung abgekehrte Seite und Unterseite der Steine
<i>Baetis</i> -Larven	x	<i>Planaria</i> und <i>Polycelis</i>
<i>Taeniopteryx</i> -Larven	x	<i>Rhyacophila</i> -Larven und -Puppen
<i>Synagapetus</i> -Larven und -Puppen		<i>Hydropsyche</i> -Puppen
<i>Tinodes</i> -Larven und -Puppen		<i>Odontocerum</i> -Puppen
<i>Hydropsyche</i> -Larven	x	<i>Stenophylax</i> -Puppen
<i>Rheotanytarsus</i> -Larven und -Puppen		<i>Rhithrogena</i>
<i>Orthocladiinae</i> -Larven und -Puppen		<i>Ecdyonurus</i>
<i>Simulium</i> -Larven und -Puppen		Perlidae-Larven (Nemuridae)

2. Wesentliche Kennzeichen des Nahrungsschemas

Alle Feststellungen über die Nahrung der Wasseramsel aus den verschiedenen Jahreszeiten ermöglichten einen Einblick in den Jahresgang der Ernährung, der eine Verschiebung des Nahrungsspektrums aufweist. Die folgende allgemeine Zusammenfassung der Nahrungsanteile zur Gesamtnahrung von *Cinclus* hat den Charakter einer Übersicht, die die wesentlichen Eigenheiten des Nahrungskreises dieser Art als Schema darzustellen versucht.

a) Weites Nahrungsspektrum

Kennzeichnend für die Ernährung der Wasseramsel ist das weite Nahrungsspektrum. Alle erreichbaren Kleintiere werden verzehrt. Ein typisch

polyphages Merkmal ist die Erbeutung von zufällig in den Lebensraum des Fließgewässers geratenen biotopfremden Tierarten, wie z. B. Insektenimagines, die im Vorbeifliegen ins Wasser gefallen waren und von den Vögeln aufgelesen wurden.

Überschaut man alle in der Literatur verstreuten Beutetierlisten und die eigenen festgestellten Nahrungstiere, so reicht das Nahrungsbild von *Cinclus* vom Tierstamm der Würmer (Turbellaria bis Clitellata), über den artenreichen Stamm der Gliederfüßler (Crustacea, Arachnida, Diplopoda, Chilopoda und Insecta), die Weichtiere (Gastropoda und Bivalvia) bis zu den Wirbeltieren (Pisces und Amphibia). Dazu gehören Wasser- und Lufttiere, kleinste (etwa 1 mm lang) und größere (wenige cm lang), weichhäutige und hartschalige Formen.

b) Vorzugs- und Hauptnahrung

Bestimmte Nahrungstiere besitzen eine besondere Bedeutung in der Ernährung der Wasserramsel, was ich bei der Fütterung der Käfigvögel feststellen konnte. Fehlen diese Beutetiere, so kümmern die Vögel und gehen zugrunde. Stehen ihnen diese in frischem Zustand und in ausreichender Menge zur Verfügung, lassen sich Wasserramseln längere Zeit im Käfig halten.

Zu dieser notwendigen *Vorzugs-nahrung* gehören: die Larven der Wasserinsekten, vor allem Ephemeroptera, Plecoptera und Trichoptera. Auch die Imagines dieser Insektenordnungen sind begehrt, ebenso die der Dipteren. Eine besondere Vorliebe haben die Wasserramseln für die großen Trichopterenlarven aus Röhrenköchern, die eine dünne Haut und hohen Nährstoffgehalt aufweisen.

Unter der *Hauptnahrung* werden diejenigen Nahrungstierarten zusammengefaßt, die in der Natur am häufigsten erbeutet werden. Außer den genannten Insektenordnungen gehören vor allem die Bachflohkrebse *Gammarus spec.* dazu sowie verschiedene Wasserkäfer, Wasserrassel (*Asellus aquaticus*), Flußnapfschnecke (*Ancylus fluviatilis*), verschiedene Wurmarten (Egel) u. a. Die Köcherfliegenlarven bilden in vielen Revieren auch in quantitativer Hinsicht die Grundlage der Wasserramselnahrung.

c) Gelegenheits- und Nebennahrung

Als Beikost, Gelegenheits-, Neben- und Verlegenheitsnahrung kann man solche Nahrungstiere bezeichnen, die nicht regelmäßig erbeutet werden und bei der Fütterung gekäfigter Wasserramseln ohne Schaden weggelassen werden konnten. Dazu gehören alle Landtiere z. B. Tausendfüßler (Myriopoda), Heuschrecken (Saltatoria), Ohrwürmer (*Forficula spec.*), Ameisen (*Formica spec.*), Schlammfliege (*Sialis lutaria*, Megaloptera). Ausgesprochene Gelegenheits- oder Verlegenheitsnahrung sind Maikäfer und Spannerraupe (Lepidoptera). Man kann annehmen, daß die Vögel in Notzeiten (z. B. Hochwasser) eher geneigt sind, solche ungewöhnliche Nahrung

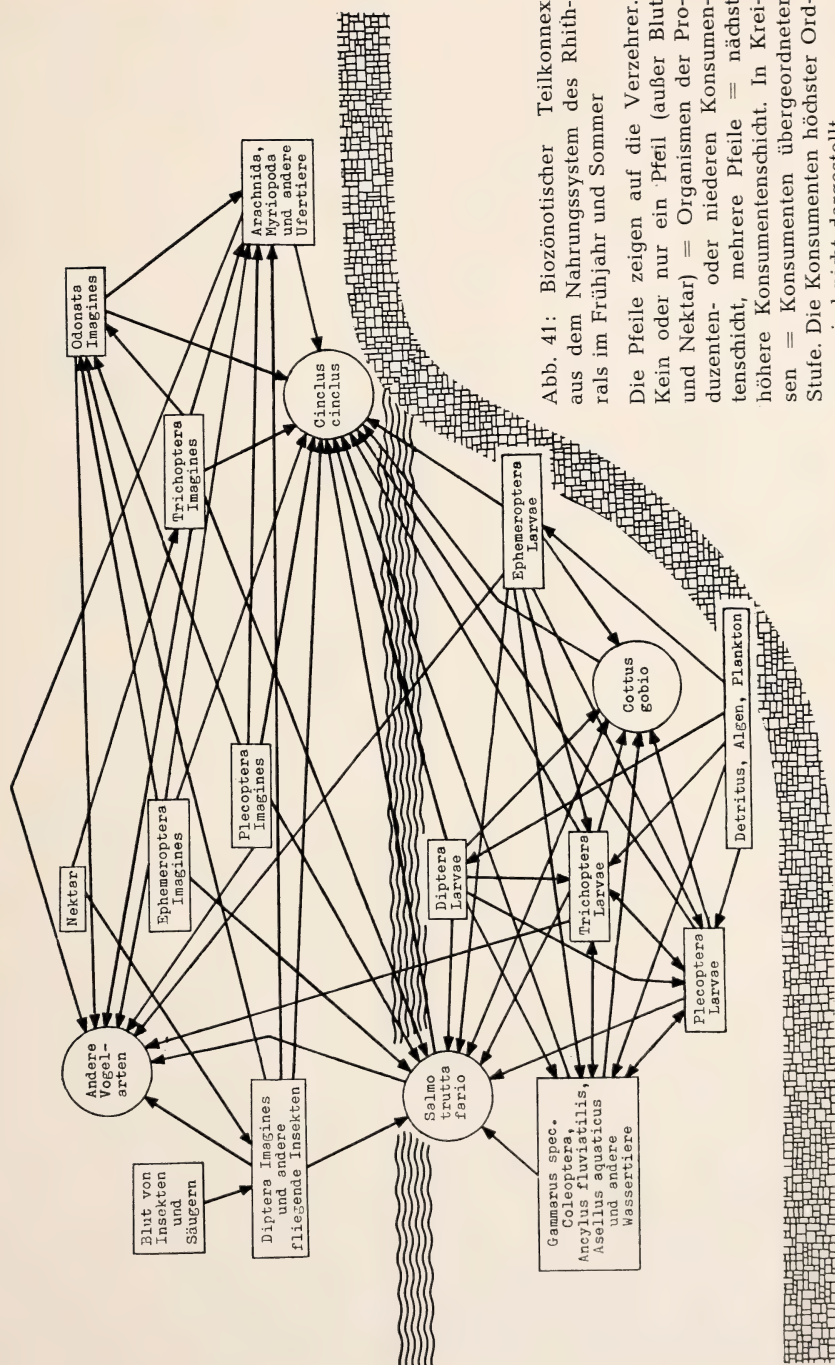
zu sich zu nehmen. K. Müller (1880) legte zerschnittene Regenwürmer (*Lumbricus spec.*) zur Zeit einer Überschwemmung ans Ufer und beobachtete, wie diese von Wasserramseln verzehrt wurden. Ob *Cinclus* kleinere Exemplare des Flußkrebse (*Astacus fluviatilis*) erbeutet, ist nicht auszuschließen, da ich auf Steinen liegende Scheren und ganze Krebse in einem besetzten Wasserramselrevier fand. Vielleicht gehören diese Tiere zur Beute mancher „Spezialisten“. In der Literatur wird von dem Fund von Krebstei len in Nahrungsüberresten der Fütterung an einem Wasserramselnest berichtet: „Von einem Krebs war der Kopf und ein Klauen, sogen. Schere, zu finden“ (A. Sch., 1912). Auch Fische gehören nicht zur Hauptnahrung der Wasserramsel. Bei der Nahrungssuche am Gewässergrund erlangen die Vögel gelegentlich kleine Koppen (*Cottus gobio*) und Ellritzen (*Phoxinus laevis*). Im Winter machen Fische einen etwas höheren Anteil der Ernährung von *Cinclus* aus, weil sich die Vorzugsnahrung noch in der Entwicklung befindet, versteckt lebt und hoher Wasserstand oder Vereisung die Jagd auf sie unmöglich machen. Doch kann vor einer Schädigung der Fischzucht keine Rede sein, weil die Wasserramseln nur wenig Fische erbeuten und diese fast alle den beiden genannten Arten angehören. Die Koppe ist als großer Schädling der Nutzfischzucht bekannt. Die Ellritze wird von der Fischerei als unbedeutender Fisch bezeichnet. Da *Cinclus* außerdem viele Insektenarten verzehrt, welche Fischbrut verfolgen, muß man die Wasserramsel als fischerei nützlich erklären.

3. Polyphage Ernährungsweise

Das Nahrungsbild der Wasserramsel ist vielseitig und wechselhaft in Anpassung an das jeweilige Nahrungsangebot. *Cinclus* hat eine weite Ernährungsbreite. Im Hauptnahrungsraum, dem Benthos, erbeutet sie im allgemeinen alle häufigen und leicht erreichbaren Organismen zuerst. Eine Nahrungsaufnahme „ohne lange Wahl“ (Castner 1899, nach Corti 1959) ist vor allem im Herbst und Winter zu beobachten, im Frühjahr und Sommer kommt Nahrungsauslese bei der Nestlingsfütterung und auch im Hinblick auf Sklerotisierung und Größe der Beutetiere vor. Das gesamte Nahrungsbild kennzeichnet die Wasserramsel als polyphage Tierart bei ausschließlich tierischer Nahrung.

IV. Nahrungssystem und Nahrungskonkurrenz

Dem abstrakten Nahrungsschema der Wasserramsel liegt ein komplexes Wirkgefüge zahlreicher Nahrungsbeziehungen, ein Nahrungssystem, zugrunde. In Abbildung 41 sind die häufigsten Nahrungstiere von *Cinclus* in ihrem biozönotischen Konnex und die Konkurrenz mit Fischen dargestellt. Die Koppe (*Cottus gobio*) wurde am häufigsten von allen Fischarten in der



Wasseramselfahrung nachgewiesen, die Bachforelle (*Salmo trutta fario*), der bedeutendste einheimische Nutzfisch fließender Gewässer, nur sehr selten. Die Pfeile bezeichnen die Nahrungsbeziehungen derart, daß sie auf den Verzehrer hinweisen und somit den energetischen Aspekt verdeutlichen.

Die Nahrungsbeziehungen im Gewässer können von den Produzenten über niedere Konsumenten bis zu den Nahrungstieren der Wasseramsel verfolgt und als Nahrungskette bezeichnet werden. Sie sind mannigfach miteinander verbunden. So dienen die Larven der Ephemeropteren, Plecopteren und Trichopteren sowohl den Wasseramseln als auch den Fischarten neben anderen Organismen als Hauptnahrung. Es ergibt sich die Frage, ob diese Konsumenten gleicher Stufe in starker Konkurrenz miteinander stehen und ob insbesondere *Cinclus* als gefährlicher Nahrungskonkurrent der Nutzfische zu gelten hat.

Cottus ist nach den Angaben Müllers (1952) auch im Sommerhalbjahr zu den fast ausschließlichen Verzehrer von Bodentierernahrung zu rechnen. *Salmo trutta fario* kann die Konkurrenz durch *Cottus* infolge einer größeren Nahrungsbreite ausgleichen und insbesondere zur Flugzeit der Wasserinsekten durch den mengenmäßig großen Anteil der Luftnahrung ergänzen. Die Wasseramsel hat die größte Nahrungsaufnahmepotenz von allen Konsumenten gleicher Stufe im Ökosystem des Fließgewässers (Fische, Bergstelze, Eisvogel, Flußuferläufer, Kleinsäuger u. a.). Dies beruht darauf, daß sie in drei Nahrungsräumen ihre Nahrung sucht. Im Unterschied zur Forelle kann *Cinclus* auch im höheren Luftraum mehrere Meter über dem Wasser und im Biotop des Ufers jagen. Ihre Konkurrenz im Bereich des Benthos kann nicht so bedeutend sein. Auch im Hinblick darauf, daß *Cinclus* in vielen Flußsystemen nur noch verstreut vorkommt, einzeln lebt, gewöhnlich eine größere Gewässerstrecke von 0,5 bis 2 km bewohnt und das Revier gegen eindringende Artgenossen verteidigt, kann der Nahrungsentzug durch diese Vögel im Verhältnis zur großen bewohnten Fläche nicht hoch sein.

Neuere Berechnungen zur Produktivität der Fließgewässer weisen daraufhin, daß die benthische Besiedlung der Fließgewässer im allgemeinen ausreichende und stellenweise bzw. zeitweilig sogar sehr günstige Ernährungsbedingungen für alle zugehörigen Konsumenten höherer Ordnung bietet. Zuweilen treten Benthosorganismen (Ephemeropteren, Trichopteren u. a.) in Massen auf. Gleiß (1954) sieht in allen Feinden sowie in Schmarotzern und Unfällen der Ephemeropteren wichtige Regulatoren des biologischen Gleichgewichts, die die Gewässer „vor einer Überflutung mit Haftlarven“ bewahren. Auch muß man bedenken, daß sich die Nahrungsspektren der genannten Konsumenten, soweit es nur das Benthos betrifft, nicht völlig decken. So machen zum Beispiel im Unterschied zur Wasseramselfahrung die Gammariden nach Untersuchungen K. Müllers (1952) im Fuldaoberlauf in der Ernährung der beiden Fischarten nur einen geringen, die Chironomidenlarven aber einen deutlich höheren Anteil aus. Schließlich verhindern die verschiedene Lebensweise und das unterschiedliche Verhalten dieser Tiere bei Nahrungssuche und Beuteerwerb eine gleichgerichtete und einseitige Bejagung des Benthos.

V. Zur Nahrungsethologie

Typische Verhaltensweisen der Wasserramsel im Funktionskreis der Nahrung sind das Tauchen und die Fortbewegung unter Wasser mit Hilfe der Flügel und der Beine über den Gewässergrund, um Beutetiere zu fassen. Im flacheren Wasser verhielten sich die Vögel manchmal ähnlich wie gründelnde Enten, indem sie plötzlich den Kopf tief zum Grund senkten, den Hinterleib aufrichteten und mit heftigen stoßenden Bewegungen — durch Flügelschlagen und Beinbewegungen unterstützt — in die Schlupfwinkel des Benthals vorzustößen versuchten, in denen sich die Beutetiere befanden.

Man nimmt an, daß *Cinclus* ähnlich wie *Arenaria interpres* Steine durch Unterschieben des Schnabels umwendet. An aufgezogenen Käfigvögeln konnte ich jedoch beobachten, daß sie nie ihren Schnabel unter Gegenstände schoben, sondern stets mit dem geöffneten Schnabel den Gegenstand packten und zu heben versuchten. Größere Steine konnten sie drehen und in ihrer Lage verschieben, kleinere schleuderten sie weg. So verschafften sie sich Zugang zur hypolithischen Fauna, eine beachtliche Erweiterung ihrer ökologischen Nische und ihres Monotops. Man kann vermuten, daß die Wasserramseln auch auf dem Gewässergrund (unter Ausnutzung der Strömung?) Steine verschieben und umwenden können.

Erwerb und Behandlung der Köcherfliegenlarven war bereits Gegenstand einer besonderen Untersuchung (Jost 1972).

G. DISKUSSION DES GESAMTERGEBNISSES

Das Fließgewässer ist ein offenes Ökosystem, in sich nicht einheitlich, ständige und erhebliche Veränderungen der Umweltfaktoren sind kennzeichnend. Vielfalt und Wechsel im Beziehungsgefüge der Umwelt erschweren die Untersuchung der Ökologie und besonders der komplexen Nahrungsbeziehungen (Lenz 1954) der Wasserramsel erheblich.

Die vorliegende Arbeit, die von eigenen Untersuchungen und der Auswertung neuer Ergebnisse der biologischen Fließwasserforschung ausgeht, ist ein Beitrag zur Lösung dieser Aufgabe. Die Ausführungen beziehen sich auf zwei grundlegende Fragenkreise: die Darstellung des allgemeinen Umweltgefüges von *Cinclus* mit Erfassung möglichst aller Faktoren und die qualitative und teilweise quantitative Untersuchung der Nahrung.

Es wurde festgestellt, daß jede einzelne der angewandten Methoden der Nahrungsuntersuchung ihre Nachteile hat und für sich keine Repräsentation der tatsächlich aufgenommenen Nahrung sein kann. Deshalb wurde versucht, durch eine Kombination verschiedener Einzeluntersuchungen ein möglichst umfangreiches Material aus unterschiedlichen Gewässerregionen zu erhalten und diese Ergebnisse miteinander zu vergleichen, um das allgemeine Nahrungsschema zu ermitteln.

In Speiballen und Kot konnten fast nur hartschalige Beutetiere nachgewiesen werden, was zu einer Überschätzung des Anteils dieser Tiere in der Nahrung führen kann. Die Fütterungsversuche ergaben, daß weichhäutige (große und kleine) Nahrungstiere vor sklerotisierten verzehrt wurden. Diese Ergebnisse sind zwar nur mit Vorbehalt auf natürliche Verhältnisse zu übertragen. Halsring-Untersuchungen, Beobachtung der nahrungssuchenden Vögel, die Sammlung von Nahrungsresten (zahlreiche Röhrenköcher der weichhäutigen Trichopterenlarven), die Mageninhalte frisch geschossener Vögel (Vollnhöfer 1906) und andere Ergebnisse weisen aber nach, daß eine Bevorzugung weicher Beuteorganismen besteht (Nahrungsauslese allgemeiner Art).

Cinclus verläßt niemals, wie es zum Beispiel bei dem Teichhuhn (*Gallinula chloropus*) zu beobachten ist, den Wasserlauf und dessen unmittelbar angrenzenden Ufersaum, um in den benachbarten Biotopen Nahrung zu suchen. Innerhalb ihres dreigliedrigen Monotop-Monozön-Systems (Wasserlauf, Ufer und über beiden befindlicher Luftraum) hat die Wasserramsel aber ein sehr weites Nahrungsspektrum. Auch *Cinclus* ernährt sich nach dem Prinzip, daß die häufigsten erreichbaren Nahrungsobjekte, die in ihr Nahrungsschema passen, zuerst und am zahlreichsten verzehrt werden.

Die Methode des quantitativen Vergleichs der erbeuteten Nahrung und des Nahrungsmilieus, wie sie Palmgren (1938) fordert, erwies sich als wertvoll. Der Vergleich der selbst ausgeführten Benthosanalysen zur Fütterungszeit in den Brutrevieren mit den Halsring-Untersuchungen erbrachte im Hinblick auf die einzelnen Beutetiergruppen ein relativ geringes Zahlenmaterial, das für detaillierte Aussagen nicht genügt. Doch läßt es die wesentlichen Grundzüge des Nahrungsschemas der Wasserramsel ausreichend erkennen. Die Gewichtsanteile der verschiedenen Beutetiergruppen, wie der gesamte Nahrungsverbrauch von *Cinclus* und deren Vergleich mit der Biomasse der besiedelten Gewässer konnten jedoch nicht ermittelt werden. Eine solche exakte quantitative Nahrungsanalyse der Wasserramsel ist vorerst noch sehr schwierig. Auch heute noch befindet sich nämlich die quantitative Untersuchung der Fließgewässer wegen der unzureichenden Arbeitsmethodik im Versuchsstadium (Albrecht 1959, Schwoerbel 1966). Kürzlich wies Illies (1971) nach, daß alle bisherigen Methoden zur Erfassung der benthischen Besiedlung problematisch sind. Kenntnisse der Biomasse und Produktion der Fließgewässer sind aber für Untersuchungen der relativen Nahrungsmenge der Wasserramsel wesentlich. Deshalb kann auch die Frage der Nahrungskonkurrenz zwischen *Cinclus* und Nutzfischen quantitativ nicht völlig geklärt werden, weil wir das tatsächliche Nahrungsangebot im Gewässer nicht genau kennen. Auch die Fragen der Revierabgrenzung, der verschiedenen Revierlängen und andere bleiben, weil sie offenbar mit dem Nährtierbestand im Gewässer im Zusammenhang stehen, vorerst unbeantwortet.

Die Frage, wie die Wasserramseln als einzige Singvogelgruppe den Lebensraum des strömenden Wassers eroberten und die „amphibische Lebensweise“ erworben haben, ist schwer zu untersuchen, weil verwandte Übergangsformen fehlen. Der aufgezeigte hohe Grad der Einpassung in Rheobiotop und Rheobiozönose weist auf einen weit zurückliegenden Prozeß der Einnischung hin. Ihre Differenzierung aus einer ursprünglich reinen Landform scheint vorwiegend eine ernährungstypische Spezialisierung mit einer Reihe von Adaptationen zu sein, die die Körperbau- und Verhaltensstruktur betreffen. Übrigens gibt es konvergente Erscheinungen (keine „verwandten Gattungen“ wie es Reichenbach 1850 annahm) wie z. B. unter den Furnariidae Südamerikas und asiatischen Turdinae. Diese suchen zwar in der ufernahen seichten Zone der Fließgewässer nach Nahrung und haben in Gestalt, Gefiederfärbung und Verhalten Ähnlichkeit mit Wasserramseln aufzuweisen, sind aber nicht in dem erstaunlich hohen Grad an die Jagd im Stratotop des Benthals, stark strömender Fließgewässer angepaßt wie die *Cinclididae*.

Auf den möglichen Evolutionsverlauf, der offenbar von einer vielleicht ausschließlichen Ernährung von Landtieren zu einer Nahrungssuche am Ufer und flachen Wasser bis zum Hineinlaufen und Tauchen ins strömende Wasser, um die Tiere des Gewässergrundes zu erbeuten, führte, deutet die noch heute regelmäßig ausgeführte Jagdweise im seichten Wasser der lotischen Gewässerstrecken hin. Dabei läuft der zunächst nur mit den Beinen im Wasser stehende und mit höchster Aktivität zwischen den Steinen nach Nahrung suchende Vogel immer weiter flußaufwärts in die stärker werdende Strömung, die er nicht zu beachten scheint, bis er völlig in den Wellen verschwindet und nur hie und da mit dem Kopf herausschaut. Der mühelose Übergang von der Nahrungssuche im seichten Wasser zum Laufen und „Tauchrennen“ (Csörgy 1927) im tiefen Wasser und unter der Wasseroberfläche, wo er dieselbe Technik der Nahrungssuche anzuwenden scheint, fasziniert den Beobachter. Wie weit diese Spezialisierung auf die Jagd im Benthos fortgeschritten ist, zeigen die Fähigkeiten des Hineinstürzens ins tiefe und stark strömende Wasser vom Ufer aus oder direkt aus dem Flug, das äußerst geschickte Ausnutzen selbst hochturbulenter Strömungen an Wasserfällen, um kurzzeitig an den Gewässergrund zu gelangen, und auch der Erwerb des Schwimm- und Tauchvermögens im stehenden Gewässer. Daß *Cinclus* auch als „Wasservogel“ bezeichnet werden kann, begründet schließlich auch der stets bedeutende, im Winter sogar bis 100 % betragende Anteil der Wassertiere an der Gesamtnahrung, wie er bei Niethammer (1937) vermerkt und hier bestätigt werden konnte.

Die Konkurrenz durch andere Vogelarten der Fließgewässer dürfte, wie es uns heute bei der geringen Siedlungsdichte dieser Arten und der ausgedehnten Bereiche des Gewässerbodens und Ufers erscheint, nicht oder nur wenig zu dieser Entwicklung beigetragen haben. Vielmehr sind wahrscheinlich der Mangel und das Fehlen der an der Luft lebenden Kleintiere durch

die Ungunst kühler Witterung, durch Kältezeiten (Winter) und das Vordringen in höhere Gebirgslagen das dominierende Selektionselement gewesen, das *Cinclus* zur Spezialisierung durch Anpassung an die Jagd des reichentwickelten Benthos der kalten Fließgewässer gezwungen hat.

Wie die eigenen Feststellungen geben neuere limnologische Untersuchungen zur Ökologie und Tiergeographie des Rhithrals und seiner Biozönoson Anlaß, um weitere für die Evolutionsgeschichte der Cinclidae wichtig erscheinende Fragen zu erörtern.

Das hier aufgezeigte Nahrungsschema der Wasseramsel bezieht sich auf den mitteleuropäischen Raum. Angaben über die Ernährung von *Cinclus cinclus* aus anderen Gebieten (z. B. Witherby 1949, Pastuchow 1961) weisen darauf hin, daß das hier dargelegte Nahrungsbild generell zu gelten und arttypisch zu sein scheint. Auch die Mitteilungen über die Nahrung weiterer Arten der Gattung *Cinclus* in den verschiedenen Kontinenten zeigen weitgehende Übereinstimmungen in den Nahrungsansprüchen der einzelnen Spezies. So wissen wir durch Untersuchungen aus Kanada (Munro 1924) und aus Japan (Hiyama u. a. 1961), daß die Fischnahrung auch bei den dort ansässigen Arten offenbar nur sekundäre Bedeutung als Nebennahrung hat.

Die Familie der Cinclidae umfaßt nur 5 sich durch das Färbungsmuster unterscheidende Arten, die sich alle in der Ernährung, in der Lebensweise, in Gestalt und Größe sehr ähneln und deshalb zu einer Gattung *Cinclus* zusammengefaßt werden. Nach Heinroth (1926) sind alle Formen dieser Familie „ungemein ähnlich“ und „in ihrer Lebensweise sämtlich gleich“. Sie bewohnen überall auf der Erde im wesentlichen das Rhithral und stellenweise das Potamal. Bedenkt man die weitgehende Einheitlichkeit der Cinclidae in ihren Lebensansprüchen, so ergibt sich die Frage nach den Lebensbedingungen der Fließgewässer in den verschiedenen Erdteilen. Nach Illies (1961 a, b) ist der kaltstenotherme Gebirgsbach ein in verschiedenen Erdteilen physiographisch identischer Biotop inmitten der sonst so unterschiedlichen Umgebung. Die Lebensgemeinschaften dieser Rhithralabschnitte sind Isozönoson (Balogh), das heißt in gleichen Nischen finden sich gleiche Lebensformtypen (Remane). Diese sind systematisch nahe verwandt, gehören manchmal zu gleichen Gattungen oder öfter zu geographisch vikariierenden Verwandtschaftsgruppen höherer systematischer Kategorie.

Welche Bedeutung haben diese Befunde für die Verbreitung und Taxonomie der Wasseramsel?

Sie erklären zunächst die systematisch isolierte Stellung der *Cinclidae* als Folge der Anpassung an das hochgradig extreme Ökosystem Fließgewässer, speziell an das Rhithral, das sich wesentlich von den umgebenden terrestrischen Lebensräumen unterscheidet.

Der Nachweis, daß alle Fließgewässer der Erde eine vergleichbare Gliederung in Rhithral und Potamal aufweisen, deren Grenze zueinander von der geographischen Breite abhängt, gibt wichtige Hinweise auf die unterschiedlichen Ansiedlungsmöglichkeiten der *Cinclidae* in den Stromsystemen der Kontinente. Der Bachbereich ist in Richtung auf den Äquator zu in immer höhere Gebirgslagen zurückgedrängt und schließlich nur noch oberhalb 3 000 m anzutreffen (Illies 1973). Entsprechend kommt *Cinclus cinclus* in den Schweizer Alpen bis in Höhen über 2 000 m vor (Glutz v. Blotzheim 1964). In Tibet konnte Schäfer (1938) *Cinclus cinclus przewalski* an den Bächen oberhalb der Baumgrenze bis 5 300 m feststellen. Die Art ist hier Charaktervogel der eisigen Gebirgsbäche, die ein echtes Rhithral aufweisen. Im arktischen Gebiet dagegen sind selbst die in der Ebene entspringenden Fließgewässer „echt rhithrisch“ (Illies 1961). Hier kommen die Wasseramseln bis auf Meeresniveau vor, zum Beispiel *Cinclus mexicanus unicolor* im arktischen Alaska am Kotzebue Sound, wo kleine Fließgewässer ins Meer münden (Bailey 1948).

Die Feststellung, daß der Gebirgsbach ein in den verschiedenen Erdteilen nahezu identischer Biotop ist und Isozönosen aufweist, bedeutet, daß alle *Cinclus*-Formen unter sehr ähnlichen Umweltbedingungen leben. Konvergenzerscheinungen verschiedener Benthosbesiedler weisen auf ein hohes Alter der Rheobiotope, ihrer Nischen und Rheobiozönosen hin. „Die Fließgewässer sind alte Lebensräume, deren Bedingungen gleichartig geblieben sind“ (Illies 1973).

Entsprechend wird die Kennzeichnung der Wasseramseln als einer „sehr alten Familie“ (Heinroth 1926) verständlich. Die Formenarmut der *Cinclidae* scheint die Folge der Konstanz der Umweltfaktoren des Rhithrals über lange Zeiträume zu sein. Nach der Eroberung des Benthals als günstigem Nahrungsraum (transformierende Selektion) hielt die gleichbleibende Umwelt die genetische Zusammensetzung der Populationen konstant (stabilisierende Selektion). Der große Vorteil der Einnischung in den Nahrungsraum des fließenden Wassers ist die durch die Nutzung des nährtierreichen Benthos mögliche Standorttreue am Fließgewässer auch im Winter und die Ausbreitung des Areals bis in die Polargebiete und die Hochgebirgsregionen. Die Spezialisierung der Wasseramseln ist aber nicht bis zur ausschließlichen Ernährung aus Benthosorganismen fortgeschritten, sondern läßt ein weites Nahrungsspektrum zu und erlaubt eine gewisse Plastizität ihres Verhaltens innerhalb des erweiterten Ökosystems Fließgewässer (Wasserlauf, Ufer und Luftraum darüber).

Die Färbungsmuster, nach denen die derzeitige Rassengliederung bei *Cinclus* vorgenommen wurde, können als Mutationen gedeutet werden, die im Sinne der Präadaptation in allen Populationen innerhalb des Artareals auftreten und sich anreichern, sobald ein entsprechender Auslesefaktor wirksam wird (Niethammer 1965).

H. SCHLUSSBEMERKUNGEN

In Anbetracht der fortschreitenden Veränderungen der Fließgewässer durch den Menschen ist es vor allem Sache der Ökologie, die notwendigen Kenntnisse für die Planung und Landschaftspflege zu sammeln und bereitzustellen (Schwabe 1968). Die vorliegende Arbeit soll ein Beitrag zu dieser Aufgabe sein. Als erste umfassendere Studie zur Ökologie der Wasserramsel bedarf sie aber in mancher Hinsicht einer Erweiterung und Vertiefung.

Die Wasserramsel gehört zu den gefährdeten Vogelarten, die neben dem bisherigen gesetzlichen Schutz weitere Hilfe benötigen, damit sie ihren Bestand halten können („Rote Liste der Brutvögel“ nach der Deutschen Sektion des Internationalen Rats für Vogelschutz). Zunächst ist es von entscheidender Bedeutung, im Sinne des Biotopschutzes bestimmte Teile der Flußsysteme in ihrer natürlichen Ausbildung und mit ihren typischen Rheobiozönosen durch Unterschutzstellung zu erhalten. Industrie, Landwirtschaft und Behörden müssen sich um die Einhaltung der notwendigen Schutzmaßnahmen bemühen (Hertel 1959).

Zur Durchführung von Untersuchungen wurden im Rahmen dieser Arbeit Nistkästen als sichere Brutplätze geschaffen. Es ist erfreulich, daß sich diese Schutzmaßnahmen so wirkungsvoll erwiesen haben und daß sie von vielen Vogelschützern übernommen und in anderen Fließgewässern mit Erfolg angewandt wurden. Es wäre von großem Vorteil, wenn beim Bau der Betonbrücken bereits bei der Betonierungsschalung entsprechende Aussparungen für Nistnischen als Brutplätze für die Wasserramseln vorgesehen würden. Auf meinen Hinweis hat die Hessische Landesanstalt für Umwelt in einer Schrift die Bauweise solcher Nistgelegenheiten beim Brückenbau beschrieben (Klausing 1973).

I. ZUSAMMENFASSUNG

I. Allgemeine Ökologie

1. Im östlichen Hessen (Rhön-Vogelsberg) wurden von 1964—1972 in einem 1 800 km² großen, vor allem das Flußsystem der oberen Fulda umfassenden Gebiet, Untersuchungen zur Ökologie insbesondere zur Ernährungsökologie von *Cinclus cinclus* durchgeführt. Durch Anbringen von Nistkästen (zwei Typen) konnte Bestandszunahme erreicht werden. Von 1965—1969 wurden 900 Wasserramseln, darunter 412 Nestlinge, beringt und 480 wiedergefangen.

2. An einer Gesamtlänge von 522 km untersuchten Gewässers befanden sich 87 ständig besetzte und 72 nicht ständig besetzte Brutreviere. Durchschnittlich konnten jährlich 123 besetzte Reviere (= Brutpaare) festgestellt werden.

3. Die Limnologie gliedert die Fließgewässer in die Ökosysteme *Rhithral* (Bachbereich — mit seiner Biozönose, dem *Rhithion*) und *Potamal* (Flußbereich — mit dem *Potamon*), die sich wiederum in *Epirhithral*, *Metarhithral* und *Hyporhithral* bzw. *Epipotamal*, *Metapotamal* und *Hypopotamal* gliedern lassen (s. Tab. 2).

4. Die durchschnittliche Besiedlungsdichte betrug 1 Brutpaar/4,2 km Gewässer. Das Hyporhithral war am dichtesten (1 Brutpaar/2,7 km), das Epipotamal am wenigsten (1 Brutpaar/8,7 km) besiedelt. *Cinclus* ist eine typische Tierart des Rhithrals.

5. Durch den Bau von Mühlen und Brücken wurde der Bestand in den vergangenen Jahrhunderten wesentlich vermehrt. Die seit Jahrzehnten festgestellte Abnahme ist die Folge verschiedener anthropogener Einflüsse: Mangel an sicheren Niststellen durch Beseitigung der Wassermühlen und alten Brücken, Gewässer-ausbau, Abschlagen der Ufergehölze und Wasserverunreinigungen. *Cinclus* benötigt nicht „reines“, sondern nährtierreiches Wasser und kann an verunreinigten Fließgewässern (sogar meso- und polysaprobe Zustand) vorkommen.

6. Bevorzugter Nahrungsraum der Wasseramsel sind die flachen, lotischen Bezirke (Schnellen, „riffles“) der Fließgewässer. Es sind die am dichtesten von Nahrungstieren besiedelten und am besten belichteten Benthalsabschnitte.

7. Abnehmender Wasserstand begünstigt, zunehmender erschwert die Nahrungssuche oder zwingt die Vögel zum Ausweichen in Nebengewässer.

8. Bäche unter 2 m Breite sind am nahrungsreichsten und werden von den Wasseramseln auch häufig zum Nahrungserwerb aufgesucht.

9. Kalkhaltige Gewässer sind nahrungsreicher als kalkarme. Wegen nur geringem Vorkommen von Kalkstein im Gebiet waren Untersuchungen über die Beziehung der Gesteine zur Siedlungsdichte der Vögel nicht möglich.

10. Loser Schotterbelag aus mittelgroßen Steinen bietet die günstigsten Bedingungen für das Benthos eines Fließgewässers. *Cinclus* suchte das Lithal am häufigsten von allen Substrattypen auf und hat Verhaltensweisen entwickelt (Wenden und Wegschleudern von Steinen), die auf eine enge Bindung an dieses Substrat hinweisen.

11. Die Wasseramseln hielten sich meistens in Strecken mit Strömungsgeschwindigkeiten von 0,3—0,6 m/sec, aber auch bis 1 m/sec auf. Die schnell strömenden Bezirke bieten dem Benthos die günstigsten Produktionsverhältnisse. Im Hinblick auf die durchschnittliche Abflußmenge (MQ m³/sec) lag die höchste Siedlungsdichte der Wasseramsel bei 1—2,5 m³/sec.

12. Die Strömung ist der dominierende Umweltfaktor im Fließgewässer. Die „torrenticolen“ Benthosorganismen sind Hauptnahrungstiere der Wasseramsel. Am strömenden Wasser findet sie auch sichere Nistplätze und Schutz. Der Grad der Einnischung von *Cinclus* in Beziehung zur Strömung wird an mehreren anatomisch-physiologischen Kennzeichen und ethologischen Anpassungsmerkmalen dargelegt.

13. Die Ausdehnung der lotischen Bezirke bedingt in erster Linie die Reviergröße. Die Reviere waren im Epirhithral am längsten, im Hyporhithral wegen der zunehmenden Gewässerbreite und der Einbeziehung von Nebengewässern kürzer, aber umfangreicher und im Epipotamal inselartig. Die sehr nährtierreichen Ausflüsse stehender Gewässer sind bevorzugte Brut- und Überwinterungsplätze der Wasseramseln.

14. Monotop und Monozön der Wasseramsel reichen in alle Bezirke des Ökosystems Fließgewässer (im erweiterten Sinne): Ufer, eigentlicher Wasserlauf und über beiden befindlicher Luftraum. Die ökologische Nische von *Cinclus* ist die spezifische Funktion als Konsument in diesem Beziehungsgefüge. Außergewöhnlich enge Bindung an den Rheobiotop und die Rheobiozönose kennzeichnen diese Art als stenotop-stenocoenos.

15. Anpassungsfähigkeiten an nachteilige anthropogene Einflüsse (z. B. Wasserverunreinigung) weisen auf eine größere ökologische Valenz hin als bisher angenommen wurde.

16. *Cinclus* steht mit keinem der Konsumenten gleicher Stufe (Fische, Vögel und Säuger) in einer bedeutenden Konkurrenz, weil der Biotop sehr ausgedehnt, der Nahrungsreichtum der Biozönose offenbar stets ausreichend, die gleichrangigen Tiere im Gewässer verteilt und mit geringer Siedlungsdichte vorkommen. Die größere ökologische Potenz der Wasseramsel erlaubt ihr, innerhalb ihres Monotops auszuweichen.

II. Ernährungsökologie

1. Durch Beobachtung der nahrungssuchenden und fütternden Vögel — auch durch Fotografieren — lassen sich die Beutetiere nicht ausreichend identifizieren.

2. Die von 1965—1969 gesammelten 750 Nahrungsreste waren ausschließlich Trichopterenköcher (vorwiegend Limnophilidae).

3. Es wurde die bisher umfangreichste Speiballenuntersuchung an *Cinclus* durchgeführt (insgesamt 458 Ballen). Während des ganzen Jahres haben die Vögel Speiballen ausgeschieden. Nach den häufigsten Bestandteilen kann man „helle Gammaridenballen“ (im Herbst und Winter) und „dunkle Trichopterenballen“ (besonders im Sommer) unterscheiden.

4. Magen und Mageninhalte von 7 Wasseramseln wurden untersucht. Magenanalysen an dieser Art hat man früher in großem Umfang aber mit unterschiedlicher Genauigkeit ausgeführt.

5. Infolge der feinen Zerteilung der Nahrungsreste im Kot war es nur möglich, die Zugehörigkeit der Teile zu den großen Beutetiergruppen (Trichopteren, Gammariden, Coleopteren) zu erkennen. Hartteile der Nahrung werden sowohl zerkleinert im Kot als auch weniger zerlegt in Speiballen ausgeschieden.

6. Die Halsringmethode wurde an *Cinclus* erstmalig in größerem Umfang angewendet und ergab die reichhaltigste und genaueste Beutetierliste. 247 Nestlinge aller Altersstufen erhielten einen Halsring (1—2 Stunden). Bei 128 konnte Futter entnommen werden, das 950 Beutetiere enthielt.

7. Der Vergleich des durch Benthosanalysen zur Fütterungszeit nachgewiesenen Tierbestandes in den Revieren mit den Beutetieren der Halsringproben erlaubte Einblicke in Jagdweise und Fangerfolg der tauchenden Vögel und die Zusammensetzung der Nahrung.

8. Eine Nahrungsauslese allgemeiner Art besteht insofern, als weichhäutige Beutetiere offenbar bevorzugt verzehrt werden, worauf Fütterungsversuche (3 Altvögel, 2 aufgezogene Nestlinge), Beobachtungen am Gewässer und Halsring-Untersuchungen hinweisen. Die Ergebnisse der Speiballen-, Magen- und Kotuntersuchungen dürfen nicht überschätzt werden.

9. Die frühe Brutzeit von *Cinclus* liegt so, daß zur Zeit der Jungenaufzucht die günstigsten Ernährungsverhältnisse des ganzen Jahres herrschen (verschiedenste, und nährstoffreichste Tierarten und Entwicklungsstadien, leichteste Jagd). Die Untersuchungen ermöglichen einen ersten Überblick des jahreszeitlichen Wechsels in der Nahrung.

10. Kennzeichnend für die Ernährung der Wasseramsel ist das weite Nahrungsspektrum (polyphage Art bei ausschließlich tierischer Nahrung). Vorzugs- und Hauptnahrung sind Ephemeropteren, Plecopteren, Trichopteren, Dipteren, Gammariden, Coleopteren u. a.. Zur Gelegenheits- und Nebennahrung gehören die Fische. Eine Nahrungsaufnahme ohne Wahl war vor allem im Herbst und Winter, Nahrungsauslese besonders bei der Nestlingsfütterung festzustellen.

11. Da es noch keine voll befriedigenden quantitativen Methoden in der biologischen Fließwasserforschung gibt, ist eine exakte quantitative Nahrungsanalyse der Wasseramsel sehr schwierig.

12. Die dargelegten Untersuchungsergebnisse ermöglichen in Verbindung mit neueren limnologischen Feststellungen die Erörterung der möglichen Evolution der Cinclidae sowie eine Erklärung der systematisch isolierten Stellung und der Formenarmut dieser Familie.

SUMMARY

On the ecology of the dipper (*Cinclus cinclus*) with special reference to its nutrition.

1. General ecology.

The ecology (with emphasis on the feeding ecology) of *Cinclus cinclus* was investigated between 1964 and 1972 in Eastern Hesse — (Rhoden-Vogelsberg). The area studied was 1 800 km² and mainly consisted of the river system of the area surrounding upper Fulda. To types of nesting boxes were installed so that figures for population increase could be obtained. Between 1965 and 1969, 900 dippers (including 412 nestlings) were ringed and 480 were recaptured.

Of the breeding territories along the 522 km of water body investigated, 87 were permanently occupied and 72 non permanently occupied. There was an average of 123 occupied breeding territories (= breeding pairs) every year.

The running waters can be divided on the basis of limnological characteristics into the ecosystems rhithral (brook area with its biocoenose, the rhithron) and potamal (stream area, with the potamon).

The average population density was 1 breeding pair/4.2 km water, the hyporhithral having the highest density (1 breeding pair/2.7 km) and the epipotamal the lowest (1 breeding pair/8.7 km). *Cinclus* is typically a species of the rhithral.

The erection of water mills and bridges allowed considerable population increase in past centuries; this, however, has decreased again in the last few decades as a result of man's activities — destruction of water mills and old bridges leading to a shortage of safe nesting places, water depletion, cutting down of woods on the banks, and water pollution. *Cinclus* does not need „pure“ water, but water rich in animals on which it can feed; it can occur around polluted running waters, even those in the meso- or polysaprobic state.

The favoured feeding grounds of the dipper are the shallow, lotic (fast-flowing) regions of the running waters. These have the highest density of food animals, and the brook floor is best exposed. The search for food is facilitated by decreasing water level, but when the level increases the birds may be forced to seek elsewhere. The richest feeding grounds for *Cinclus* are brooks less than 2 m wide. Lime-rich waters are richer in food animals than those with a lime deficiency. Because of the rather limited occurrence of limestone in the area, however, it was not possible to investigate the relationship of the mineral to the population density of the birds. A loose pebbly covering of medium-sized stones provides the most favourable habitat for the benthos of flowing water. *Cinclus* sought the lithal more frequently than any other substrate type, and has developed a way of conduct (turning and throwing of stones), indicating a strict dependence on this substrate.

The dippers were mainly confined to stretches where the current speed was 0.3—0.6 m/sec but also occurred where it was over 1 m/sec. Fast-flowing areas provide ideal habitats for the benthos. With regard to discharge ($\text{MQ m}^3/\text{sec}$), the highest population density of dippers occurred where values were around 1—2.5 m^3/sec .

Areas around flowing water provide ideal habitats for the dipper since the „torrential“ benthic organisms which form the main food source flourish here, and because protected nesting places are plentiful.

The extent of the lotic area determines the territory size. Territories were longest in the epirhithral, shorter but more numerous in the hyporhithral because of the greater stream width and entrance of side streams, and insular in the epipotamal. The standing waters of the outflow region which are very rich in food animals are favoured breeding and overwintering areas for the dipper.

The monotope and monozoene (Schwerdtfeger 1963) of the dipper extend into all areas of the running water ecosystem (in the broad sense) — bank, actual flowing water, and the air space above the two. The ecological niche of *Cinclus* is specifically that of a consumer in this system. Unusually strict dependence on the rheobiotope and the rheobiocoenose characterise this bird as stenotope-stenocoenose.

Adaptations to unfavourable anthropogenic influences (e.g. water pollution) indicate that the dipper has a larger tolerance range than has hitherto been assumed.

Cinclus is not a significant competitor of any consumer on the same level (fish, birds, mammals) since the biotope is very large, the food supply of the biocoenose is abundant, and the other organisms of the same trophic level are more sparsely distributed in and around water bodies. The greater ecological potency of the dipper enables it to succeed within its monotope.

2. Feeding ecology.

The prey of the dipper could not be extensively identified even after observations and photography of the feeding birds. The 750 samples of food remains collected between 1959 and 1969 consisted exclusively of Trichopteran cuticles (mainly Limnophilidae).

A total of 458 regurgitated pellets was examined, making this the most extensive examination of its kind having been carried out on *Cinclus*. The pellets were secreted throughout the year. According to the major components, these could be differentiated into „light gammarid pellets“ (in autumn and winter) and „dark trichopteran pellets“ (particularly in summer).

The stomachs and stomach contents of 7 dippers were investigated; many stomachs have been analysed in the past but with variable accuracy.

Since the food remains were finely dispersed in the dung, it was only possible to assign them to the major groups of prey animals (Trichoptera, Gammaridae, Coleoptera). The hard components of the food are both reduced to small pieces and separated in the dung, even if less broken down in the regurgitated pellets. The neck ring method was first used extensively on *Cinclus* and it yielded the largest and most accurate list of prey animals. Neck rings were fitted to each of 247 nestlings of all ages for 1—2 hours; the food which could be removed from 128 of these contained 950 prey animals.

The comparison of the benthic populations found at feeding time in the territories with prey animals from the neck ring samples gave an indication of the hunting methods and degree of success of the diving birds, and the composition of their food.

In general, the results of feeding observations at the water, and neck ring experiments on 3 mature birds and 2 reared nestlings indicated that the softer-cuticled animals were favoured as a food source. The results obtained from regurgitated pellets, stomach contents and dung analyses should not be overemphasised, however.

Cinclus breeds at a time of year when conditions are optimum for the feeding of the young: there is a large variety of food animals available at various developmental stages, and they can be caught more easily than at other times. These investigations provide the first information on the seasonal variation in their food supply. The food range of the dipper is characteristically broad, i. e. it is a polyphagous species with exclusively animal food. The principal source of food includes Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera, Gammaridae, Coleoptera etc. They will occasionally eat fish. A reception of food without choice could particularly be seen in autumn and winter, but a reception with choice showed at the time of nestling feeding.

A quantitative analysis of dipper food is very difficult because of the lack of fully satisfactory quantitative methods in the biological investigation of flowing waters.

A discussion of the possible evolution of the Cinclidae, as well as an explanation of their systematically isolated position and the scarcity of forms in the family is possible on the basis of the results presented in this paper, together with more recent limnological advances.

J. LITERATUR

- Albrecht, M. L. (1959): Die quantitative Untersuchung der Bodenfauna fließender Gewässer. — Z. Fischerei 8 N. F.: 481—550.
- Albrecht, W. (1964): Die Wasserramsel — ein sonderbarer Singvogel. Beobachtungsbericht. — Natur u. Landschaft 39: 182—183.
- Ambühl, H. (1959): Die Bedeutung der Strömung als ökologischer Faktor. — Schweiz. Z. Hydrologie 21: 133—264.
- (1962): Die Besonderheiten der Wasserströmung in physikalischer, chemischer und biologischer Hinsicht. — Schweiz. Z. Hydrologie 24: 367—382.
- Baer, W. (1903): Untersuchungsergebnisse von Mageninhalten verschiedener Vogelarten. — Orn. Mon. Schr. 28: 262—268.
- (1909): Untersuchungsergebnisse von Mageninhalten sächsischer Vögel. — Orn. Mon. Schr. 34: 33—44.
- (1910): Ornithologische Miscellen. — Orn. Mon. Schr. 35: 401—408.
- Bailey, A. M. (1948): Birds of Arctic Alasaka. — Popul. Ser. 8, Mus. Nat. Hist., Colorado: 277.
- Balát, F. (1964): Breeding Biology and Population Dynamics in the Dipper. — Zool. listy 13: 305—320.
- Berndt, R., und W. Meise (1959): Naturgeschichte der Vögel. — Stuttgart.
- Braun, H. (1924): Aus der Vogelstube. — Verh. Orn. Ges. Bayern 16: 40—49.
- Brehm, A. E. (1869): Tierleben. Vögel Bd. 3. — Hildburghausen: 817—823.
- (1876): Gefangene Vögel, Bd. 2. — Leipzig.

- Brehm, Chr. L. (1822): Beiträge zur Vögelkunde, Bd. 2. — Neustadt a. d. Orla.
 — (1856): Über die Wasserschwätzer, *Cinclus*, Bechst. — Naumannia J. Orn. 6: 178—189.
- Bryan, L. S. (1964): Notes on the food of the Blackbellied Dipper. — Brit. Birds 57: 435—436.
- Collinge, W. E. (1924—1927): The food of some British wild birds. — York.
- Corti, U. A. (1959): Die Brutvögel der deutschen und österreichischen Alpenzone. — Die Vogelwelt der Alpen, Bd. 5. Chur.
- Creutz, G. (1966): Die Wasseramsel (*Cinclus cinclus*). — Neue Brehm-Bücherei Nr. 364. Wittenberg Lutherstadt.
- (1968): Wert und Ziel der Ernährungsuntersuchungen bei Vögeln. — Falke 15: 226—229, 260—263.
- Crisp, E. (1865): On the anatomy and habits of the water ouzel (*Cinclus aquaticus*). — Proc. Zool. Soc. 4, London: 49—52.
- Csörgey, T. (1927—1928): Hydrodynamische Effekte beim Tauchrennen der Wasseramsel. — Aquila 34—35: 307—308.
- Czerlinsky, H. (1964): Die Wasseramsel, *Cinclus cinclus aquaticus*, im sächsischen Vogtland. — Beitr. Vogelk. 10: 188—193.
- Dathe, H. (1951): Zur Ernährung des Mauerseglers. — D. Vogelwelt 72: 133.
 — (1953): Zur Ernährungsbiologie des Mauerseglers. — Vogelschutz und Vogelforschung. 3. Tagung f. Ornith. u. Vogelschutz Halberstadt 1953: 32—34. Jena.
- Denzer, H. (1959): Schwellenwerte für Fische und Fischnährtiere. — Merkblatt Schädigung d. Fischerei d. Abwässer I, Albaum (Sauerland).
- Deutsches Gewässerkundliches Jahrbuch. Weser- und Emsgebiet, Pegel Kämmerzell (1967). — Niedersächs. Min. f. Ernährung, Landw. u. Forsten, Hannover.
- Eggebrecht, E. (1937): Brutbiologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus aquaticus* Bechst.). — J. Orn. 85: p. 636—676.
- Engelhardt, W. (1962): Was lebt in Tümpel, Bach und Weiher? — Stuttgart.
- Fischer, W. J. (1914): Die Vogelwelt Württembergs. — Stuttgart: 276—278.
- Franz, J. (1943): Über Ernährung und Tagesrhythmus einiger Vögel im arktischen Winter. — J. Orn. 91: 154—165.
- Gebhardt, L., und W. Sunkel (1954): Die Vögel Hessens. — Frankfurt-M.
- Gedat, W., und J. Schulze (1971): Neue Beobachtungen der Wasseramsel (*Cinclus cinclus* L.) in der Umgebung von Berlin. — Beitr. Vogelk. 17: 183.
- Gewässer in Hessen. Gewässerkundliches Kartenwerk Hessen, Blatt 1, 1: 200 000 (1959). — Hess. Min. f. Landw. u. Forsten Abt. Wasserwirtschaft, Wiesbaden.
- Gleiß, H. (1954): Die Eintagsfliegen. — Neue Brehm-Bücherei Nr. 136. Wittenberg Lutherstadt.
- Gloger, C. L. (1834): Handbuch der Naturgeschichte der Vögel Europas mit besonderer Rücksicht auf Deutschland. — Breslau.
- Glutz von Blotzheim, U. N. (1964): Die Brutvögel der Schweiz. — Aarau.
- Goodge, W. R. (1960): Adaptations for Amphibious Vision in the Dipper (*Cinclus mexicanus*). — J. Morphol. 107: 79—91.

- Groebbels, F. (1932): Der Vogel. Bau, Funktion, Lebenserscheinung, Einpassung, Bd. 1. — Berlin.
- Gülle, P. (1971): Die Wasseramsel, sie schätzt sauberes Wasser. — Die Warte 32: 58. Paderborn.
- Hald-Mortensen, P. (1969): [Über das Brutvorkommen der Wasseramsel (*Cinclus cinclus* L.) bei Århus 1964 mit Bemerkungen über Wasseramseln als Wintergäste in Dänemark]. — Flora og Fauna 75: 69—79. (Dänisch).
- Hauri, R. (1954): Die Vogelwelt des Sumpfgebietes von Lauenen im Berner Oberland. — Orn. Beob. 51: 58—66.
- Haempel, O. (1924): Die Fischfeinde aus der höheren und niederen Tierwelt. — Handb. Binnenfischerei Mitteleuropas, Bd. 1 — Stuttgart.
- Heimann, F. (1948): Wasseramsel und Zwergtaucher in Wandsbek im kalten Winter 1946/47. — Mitt. Faun. Arbeitsgem. Schleswig-Holstein, N. F. 8 u. 9: 63—65.
- Heinroth, O. u. M. (1926): Die Vögel Mitteleuropas, Bd. 1. — Berlin.
- Heinroth, O. (1938): Aus dem Leben der Vögel. — Berlin.
- Hennicke, C. R. (1895): Ergänzungsband zu Hofrat Prof. Dr. K. Th. Liebes Ornithologischen Schriften. — Gera.
- Herrmann, A. (1893): Meine Wasserschmätzer. — Orn. Mon. Schr. 18: 34—39. — (1894): Der Wasserschmätzer (*Cinclus aquaticus*, Bchst.) als Stubenvogel. — Gef. Welt, 23: 374.
- Hertel, R. (1959): Der Einfluß des Menschen auf die Tierwelt unserer fließenden Gewässer. — Naturschutzarbeit u. naturkdl. Heimatforsch. Sachsen 1: 49—52.
- Hiyama, Y., Nose, Y., Shimizu, M., und J. Matsubara (1961): On the predation of rain-bow trout fry traced by CO⁶⁰ body cavity tag. — Bull. Japan. Soc. Scient. Fisheries 27: 296—301.
- Hoffmann, G. (1955): Wasseramsel-Beobachtungen. — Falke 2: 85—88.
- Holmbring, J.-Å., und H. Kjedemar (1968): [Wasseramseln (*Cinclus cinclus*) in Östergötland]. — Var Fågelvärld 27: 97—121 (Schwedisch).
- Homeyer, E. F. von (1883): Die Wasseramsel (*Cinclus aquaticus*) in bezug auf den vermeintlichen Schaden für die Fischerei. — Monatsschr. Deutsch. Ver. z. Schutze d. Vogelwelt 8: 10—12.
- Hoppe, R. (1968): Probleme der Mehlwurmfütterung. — Vogelkosmos 5: 315 bis 317.
- Illies, J. (1953): Die Besiedlung der Fulda (insbesondere das Benthos der Salmonidenregion) nach dem jetzigen Stand der Untersuchung. — Ber. Limn. Flußstation Freudenthal 5: 1—28.
- (1955): Steinfliegen oder Plecopteren. — Die Tierwelt Deutschlands, herausg. v. Dahl, 43. — Jena.
- (1956 a): Seeausfluß-Biozönosen lappländischer Waldbäche. — Ent. Tidskrift Årg. 77: 138—153.
- (1956 b): Sieben Jahre Limnologischer Forschung an Fulda und Werra. — Mitt. Max-Planck-Ges. 3, Göttingen: 157—166.
- (1958): Die Barbenregion mitteleuropäischer Fließgewässer. — Verh. Int. Ver. Limnol. 13: 834—844.

- (1961 a): Die Lebensgemeinschaft des Bergbaches. — Neue Brehm-Bücherei Nr. 289. — Wittenberg Lutherstadt.
- (1961 b): Versuch einer allgemeinen biozönotischen Gliederung der Fließgewässer. — Int. Rev. ges. Hydrobiol. 46: 205—213.
- (1961 c): Gebirgsbäche in Europa und in Südamerika — ein limnologischer Vergleich. — Verh. Int. Ver. Limnol. 14: 517—523.
- (1971): Emergenz 1969 im Breitenbach. Schlitzer produktionsbiologische Studien (1). — Arch. Hydrobiol. 69: 14—59.
- (1973): Fließgewässer. — In: Grzimeks Tierleben, Unsere Umwelt als Lebensraum. Sonderband. Zürich.
- J e n s , G. (1969): Die Bewertung der Fischgewässer. — Hamburg und Berlin.
- J õ g i , A. (1963): [Zur Überwinterung der Wasseramsel in der Estnischen S. S. R. 1959—1963]. — Eesti Loodus 1963: 365—367 (estnisch).
- J o s t , O. (1966): Schutzmaßnahmen und Nisthilfen zur Erhaltung der Wasseramsel (*Cinclus cinclus aquaticus* Bechstein). — Vogelring 32: 30—34.
- (1967): „Steinnester“ und andere Anpassungsformen des Nestbaues der Wasseramsel (*Cinclus cinclus aquaticus* Bechst.). — J. Orn. 108: 349—352.
- (1969): Über die Bedeutung der Wasserscheiden beim Ortswechsel der Wasseramsel (*Cinclus cinclus aquaticus*). — J. Orn. 110: 71—78.
- (1970 a): Erfolgreiche Schutzmaßnahmen in den Brutrevieren der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*). — Angw. Ornith. 3: 101—108.
- (1970 b): Wasseramseln. — Grzimeks Tierleben, Bd. 9. Zürich.
- (1971 a): Verschiedene Nisthilfen für die Wasseramsel (*Cinclus cinclus*). — Jahresh. 1971, Deutsch. Bund Vogelschutz, Stuttgart: 28—30.
- (1971 b): Die Vorkommen der Flußperlmuschel (*Margaritifera margaritifera* L.) in der Rhön und im örtlichen Spessart (Flußsysteme des Döllbach und der Sinn). — Beitr. Ver. Naturk. Osthessen 4: 3—18.
- (1972): Erwerb und Behandlung der Köcherfliegenlarven durch die Wasseramsel — *Cinclus cinclus* —. — Luscinia 41: 298—301.
- K i e p e n h e u e r , J. (1962): Zur Ernährung der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*). — Die Natur 70: 210—211.
- K l a a s , C. (1952 a): Beobachtungen an Wasseramseln des Weiltals. — Natur und Volk 82: 9—14.
- (1952 b): Zur Brutbiologie und Ökologie der Wasseramsel. — Gefied. Welt 76: 36—37.
- K l a u s i n g , O. (1973): Vegetationsbau an Gewässern. — Hess. Landesanst. Umwelt, Wiesbaden: 46—47.
- K l e i n , W., und K. S c h a a c k (1972): Zur Siedlungsökologie der Wasseramsel — *Cinclus cinclus* — im Wassereinzugsgebiet der Kinzig/Hessen. — Luscinia 41: 277—297.
- K o l l i b a y , P. (1906): Die Vögel der preußischen Provinz Schlesien. — Breslau.
- K ö n i g , C. (1963): Ist die Wasseramsel (*Cinclus cinclus* L.) fischereischädlich? — Veröff. Landesst. Naturschutz u. Landschaftspflege Baden-Württemberg 31, Ludwigsburg: 165—168.
- K o v a č e v i ć , J., und M. D a n o n (1950—1951): Mageninhalte der Vögel gesammelt in den Jahren 1903—1950. — Larus 4—5: 185—217.
- (1958—1959): Mageninhalte der Vögel gesammelt in den Jahren 1952—1954. — Larus 12—13: 122.

- Kramer, H. (1968 a): Siedlungsdichte-Untersuchungen an der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*). — Orn. Mitt. 20: 168—169.
- (1968 b): Zählung von Bachvögeln in der Eifel und Beobachtungen zur Biologie der Wasseramsel. — *Emberiza* 1: 184—187.
- Kremlitschka, O. (1969): Der Tisch ist immer gedeckt. Einige Hinweise auf Lebendfutterquellen. — *Vogelkosmos* 6: 58—61.
- Kühnelt, W. (1965): Grundriß der Ökologie unter besonderer Berücksichtigung der Tierwelt. — Jena.
- Laven, H. (1949): Vögel als Augentiere. — Ornith. als biol. Wissenschaft, Stresemann-Festschrift. Herausg. v. Mayr und Schüz. Heidelberg.
- Lenz, F. (1954): Gedanken zur Wertung ökologischer Faktoren. — *Naturwiss. Rundsch.* 7: 334—338.
- Liebmann, H. (1962): Handbuch der Frischwasser- und Abwasser-Biologie, Bd. 1. — München.
- Löhr, H. (1968): G. Creutz, Die Wasseramsel (*Cinclus cinclus*), Neue Brehm-Bücherei 364, 1966. — *Kosmos* 64, Bücherschau: 55.
- Mauersberger, G. (1970): Biotop, Habitat und Nische. — *Beitr. Vogelkde.* 16: 260—266.
- Moll, G. (1967): Zählung der Wasseramseln (*Cinclus cinclus*) an der Rur und ihren Nebenbächen. — *Charadrius* 3: 128—129.
- Morbach, J. (1943): Vögel der Heimat, Bd. 3. — Esch/Alz.
- Müller, K. (1880): Entdeckungen und Beobachtungen an dem Wasserschmätzer (*Cinclus aquaticus*) als Fischer. — *Zool. Garten* 3.
- Müller, K. (1951): Fische und Fischregionen der Fulda. — *Ber. Limnol. Flußstat.* Freudenthal 2: 18—23.
- (1952): Die Mühlkoppe (*Cottus gobio* L.) und ihre Nahrungskonkurrenz zur Bachforelle (*Trutta fario* L.). — *Ber. Limnol. Flußstat.* Freudenthal 3: 70—74.
- (1954): Die Drift in fließenden Gewässern. — *Arch. Hydrobiol.* 49, p. 539—545.
- Munro, J. A. (1924): Notes on the relation of the dipper to fishing interests in British Columbia and Alberta. — *Canadian field naturalist.* 38: 48—50.
- Naumann, J. A. (1820—1844): Naturgeschichte der Vögel Deutschlands, nach eigenen Erfahrungen entworfen. — Leipzig.
- Naumann, J. F. (1905): Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas, Bd. 1. — Herausg. v. Hennieke, Gera-Untermhaus.
- Niethammer, G. (1937—1942): Handbuch der deutschen Vogelkunde, Bd. 1. — Leipzig.
- , H. Kramer, und H. E. Wolters (1964): Die Vögel Deutschlands. Artenliste. — Frankfurt/M.
- (1965): Zur Taxonomie von *Cinclus cinclus*. Ein tiergeographisches Problem. — *L'Oiseau* 35: 96—100.
- Norlin, Å. (1965): Zur Nahrungswahl von Limikolen in Schweden (Beobachtungsstation Ledsjär). — *Vogelware* 23: 97—101.
- Odum, E. P. (1967): Ökologie. — München, Basel, Wien.
- Palmgren, P. (1938): Nahrungsmilieu und Nahrung von Vögeln in quantitativem Vergleich. — *Naturwiss.* 26: 665—672.
- (1941): Oekologische Probleme der Ornithologie. — *J. Orn.* 89: 103—123.

- Pastuchow, D. (1961): [Zur Ökologie der Wasserramseln, welche an der Quelle der Angara überwintern]. — Limnol. Station Akademie d. Wiss. d. UdSSR am Baikal, Zool. Journ. Moskau 40: 1536—1541 (Russisch).
- Paulstich, D. (1883): Die Wasserstaar- und Eisvogel-Frage. — Monatsschr. Deutsch. Ver. z. Schutze d. Vogelwelt 8: 293—299, 313—323.
- Peitzmeier, J. (1969): Avifauna von Westfalen. — Münster.
- Perzina, E. (1897): Selten im Käfige gepflegte europäische Vogelarten. Der Wasserstaar (*Cinclus aquaticus*). — Mitt. ornith. Verein Wien „Die Schwalbe“ 21: 38—42.
- Rackebbrandt (1885): *Cinclus aquaticus* L. — Bachamsel. — 8. Jahresber. (1883) d. Aussch. f. Beobachtungsstationen d. Vögel Deutschlands, J. Orn. 33: 275.
- Reichenbach, A. B. (1850): Praktische Naturgeschichte der Vögel. — Leipzig.
- Reichholf, J. (1968): G. Creutz, Die Wasserramsel (*Cinclus cinclus*), Neue Brehm-Bücherei 364, 1966. — Vogelwelt 89, Schriftenchau: 53—54.
- Reuter, A. (1899): Die Wasserramsel oder der Wasserstar. — Gefied. Welt 28: 231—232.
- Richter, H. (1955): Zur Ernährung der Wasserramsel (*Cinclus c. aquaticus* L.). — Beitr. Vogelk. 4: 139—142.
- (1962): Wasserramsel und Naturschutz. — Naturschutzarbeit u. naturkdl. Heimatforsch. i. Sachsen 4: 89—92.
- Robson, R. W. (1956): The breeding of the Dipper in North Westmorland. — Bird Study 3: 170—180.
- Rudolph, W. (1959): Wasserramsel fischt im stark verschmutzten Gewässer. — Orn. Mitt. 11: 15.
- Ruttner, F. (1952): Grundriß der Limnologie. Hydrobiologie des Süßwassers. — Berlin.
- Schäfer, E. (1938): Ornithologische Ergebnisse zweier Forschungsreisen nach Tibet. — J. Orn. 86, Sonderheft.
- Schlegel, R. (1929): Blicke in die Speisekarte einiger Vögel auf Grund von Magen- und Kropfanalysen. — Mitt. Ver. sächs. Ornith. 2: 213—217.
- Schmitz, W. (1956): Der Mineralgehalt der Oberflächengewässer des Fulda-Eder-Flußgebietes. — Ber. Limnol. Flußstation Freudenthal 7: 43—60.
- (1957): Die Bergbach-Zoozönosen und ihre Abgrenzung, dargestellt am Beispiel der oberen Fulda. — Arch. Hydrobiol. 53: 465—498.
- Schoenemund, E. (1930): Eintagsfliegen. — Die Tierwelt Deutschlands, herausg. v. Dahl, 19. Jena.
- Schröder, T. (1932): Über die Möglichkeit einer quantitativen Untersuchung der Boden- und Ufertierwelt fließender Gewässer. — Z. Fischerei 30: 105—127.
- Schwabe, G. H. (1968): Das Binnengewässer als Glied der Landschaft. — Natur u. Landschaft 43: 160—165.
- Schuster, L. (1953): Einige Bemerkungen zur Biologie der Wasserramsel. — Vogelwelt 74: 128—133.
- Schwerdtfeger, F. (1963): Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt. — Hamburg.
- Schwoerbel, J. (1966): Methoden der Hydrobiologie. — Stuttgart.

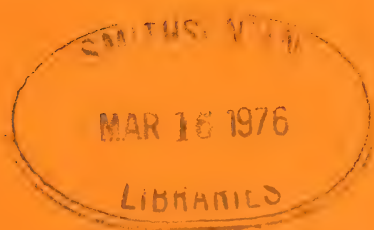
- Sch., A. (St. Gallen) (1912): Wasseramsel-Beobachtungen. — Gefied. Welt 41: 119.
- Sievers, A. (1925): Über die Ausbreitung einiger Vogelarten bei und in der Stadt Braunschweig. — Orn. Mon. Schr. 5: 3—7.
- Skiba, R. (1969): Zum Vorkommen der Wasseramsel im Westharz. — Landschaftspflege u. Naturschutz i. Thüringen 6: 14—16.
- Sokolowski, J. (1964): [Die Wasseramsel, *Cinclus cinclus* (L.), im Tatra-Gebirge]. — Przegląd Zoologiczny 8: 349—359 (Polnisch).
- Steffan, A. W. (1960): Zur Statik und Dynamik im Ökosystem der Fließgewässer und zu den Möglichkeiten ihrer Klassifizierung. — Biosoziologie. Ber. Int. Symposium Stolzenau/Weser 1960: 65—100. Den Haag.
- Stirnermann, F. (1957): Wasseramsel, *Cinclus aquaticus*. — Vögel der Heimat, Aarau: 190—196.
- Strenzke, K. (1963): Ökologie der Wassertiere. — Handb. Biologie 3: 115—192. Konstanz.
- Stresemann, E. (1927—1934): Aves. — Kükenthals Handb. Zoologie, 7. Berlin. Berlin.
- Studer, T., und V. Fatio, (1889): Katalog der schweizerischen Vögel 4. — Bern und Genf.
- Sunkel, W. (1940): Meine Erlebnisse mit Wasseramseln in Hessen-Nassau. — Vogelring 12: 50—95.
- (1960): Vogelkundliche Arbeit im engen Raum auf weite Sicht. — 12. Internat. Ornith. Congress Helsinki 1958: 708—712. Helsinki.
- Süß, K.-H. (1972): Zum Vorkommen und zur Ökologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus aquaticus*) im Mittelerzgebirge. — Hercynia, N. F. Leipzig 9: 182—195.
- Thienemann, A. (1955): Die Binnengewässer in Natur und Kultur. — Verständl. Wissensch. 55. Berlin.
- Ulmer, G. (1924): Ephemeroptera. — Biol. Tiere Deutschl., herausg. v. Schulze, 34. Berlin.
- (1925): Trichoptera. — Biol. Tiere Deutschl., herausg. v. Schulze, 36. Berlin.
- Uttendörfer, O. (1943): Plauderei über Gewölle. — Deutsche Vogelwelt 68: 1—10.
- Vogué, G. de (1934): Reflexions sur la marche du Cincle au fond de l'eau, à propos de l'article de Paul Madon. — Alauda 6: 526—528.
- Vollnhofer, P. (1906): [Über die fischwirtschaftliche Bedeutung der Wasseramsel (*Cinclus cinclus* L.)] — Erdészeti Kisértetek 8: 1—81 (Ungarisch).
- Wacquant-Geozelles, S. von (1895): *Cinclus aquaticus*. — Ergänzungsband z. Prof. Dr. Liebes Ornith. Schriften, herausg. v. Hennicke. Gera.
- Wasserwirtschaftlicher Rahmenplan FULDA 1. Kartenwerk, 2. Erläuterungen (1964): — Hess. Min. f. Landwirtschaft und Forsten Abt. Wasserwirtschaft. Wiesbaden.
- Wesenberg-Lund, C. (1943): Biologie der Süßwasserinsekten. — Kopenhagen, Berlin und Wien.
- Wichtrich, P. (1937): Über die Vogelwelt des höchsten Thüringen. — Verh. Orn. Ges. Bay. 21: 181—224.
- Witherby, H. F., Jourdain, F. C. R., Ticehurst, N. F., und B. W. Tucker (1949): The Handbook of British Birds, Bd. 2. — London.

QL
1
B716
SI

AVIFAUNA OF NORTHWESTERN
COLOMBIA,
SOUTH AMERICA

by

JÜRGEN HAFFER



BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 7
1975

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den „Bonner Zoologischen Beiträgen“ zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten und Bestellungen sind an die Schriftleitung zu richten.

This series of monographs, published by the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in „Bonner Zoologische Beiträge“.

Correspondence concerning manuscripts for publication and purchase orders should be addressed to the editors.

L'Institut de Recherches Zoologiques et Muséum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les „Bonner Zoologische Beiträge“.

Toute correspondance concernant des manuscrits pour cette série ou des commandes doivent être adressées aux éditeurs.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 7, 1975

Preis 35 DM

Schriftleitung/Editor:

Dr. H. E. Wolters

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

Adenauerallee 150—164, 53 Bonn, Germany

Druck: Bonner Universitäts-Buchdruckerei

AVIFAUNA OF NORTHWESTERN
COLOMBIA,
SOUTH AMERICA

by

JÜRGEN HAFFER

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 7
1975

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

Table of contents

	Page
1. Introduction	5
2. Acknowledgements	5
3. Topography	6
4. Climate	12
5. Vegetation	14
6. Ornithological exploration	21
7. Ecology	22
7.1. Ecological distribution of forest birds	22
7.2. Occurrence of bird species inside the forest	27
7.3. Flocking in forest birds	29
8. Zoogeography	30
8.1. Analysis of the trans-Andean lowland forest avifauna	30
8.2. Secondary contact zones	55
8.3. Lowland avifaunas of western and northern Colombia	63
8.4. Historical interpretation of bird speciation and distribution patterns	68
9. Breeding and molting seasons	72
10. List of collecting stations	73
11. Annotated list	77
12. Summary	170
13. Zusammenfassung	171
14. References	172

1. Introduction

The lowlands of northwestern Colombia connect the isthmus of Panamá with the mainland of South America. This largely forested area is today the meeting place of various Middle and South American faunas. Many bird species advanced into northwestern Colombia from Amazonia by following the Caribbean lowlands north of the Andes. A lesser number extended their range southward and eastward from Middle America. In the forests around the Gulf of Urabá of northwestern Colombia some of these forms made contact with their strongly differentiated representatives of the Chocó region of western Colombia and of the Nechí region along the northern base of the Colombian Andes. These zones of contact reveal striking faunal discontinuities in a continuous forest environment.

I studied the bird fauna of this interesting part of the Neotropical Region from 1958 to 1967. I collected birds and made observations during the course of geological field work as professional duties permitted. Several previously published articles dealt with particular aspects of the distribution of certain birds and with portions of my collection. In the present publication I summarize the information obtained and give a complete list of birds that I encountered. I specially emphasize the secondary contact zones of parapatric species and hybridizing subspecies in northwestern Colombia. In the introductory portion of this publication, I deal with general aspects of the ecology and zoogeography of the avifauna of northwestern Colombia as they relate toward elucidating the relationships of this forest fauna with other trans-Andean¹⁾ faunas and with the Amazonian fauna.

2. Acknowledgments

I am grateful to my field companion Donald A. Beattie who, during the early years of my field work, helped collect birds and prepare study skins. Manuel Montes obtained many specimens and provided much useful information on the natural history of the forest and its inhabitants. The ornithologists at the Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional, Bogotá, Professor José I. Borrero (now in Cali), Father Antonio Olivares (deceased) and Dr. Jorge Hernandez C., permitted me to use freely the skin collection and the library of the Instituto and discussed with me many ornithological aspects of Colombia during my stay in that country from 1957 to 1961 and from 1963 to 1967.

I am also much indebted to Dr. Eugene Eisenmann, New York, who answered numerous questions since the inception of my work in Colombia and generously

¹⁾ The tropical lowlands and their faunas west of the Andes and in Middle America are designated as „trans-Andean“ or „Pacific“, and those east of the Andes as „cis-Andean“ or „Amazonian“. Geographically and historically (with respect to the evolution of the lowland bird faunas) this usage seems preferable to that of Chapman (1917, 1926) who sometimes referred to „cis-Andean“ and „trans-Andean“ in the opposite sense.

gave his time to discuss ornithological problems and particular specimens of my collections. Mr. R. Meyer de Schauensee, Philadelphia, and Dr. A. Wetmore, Washington, kindly identified a number of skins and sent me important information on several species. I thank Drs. E. R. Blake (Chicago), K. C. Parkes (Pittsburgh), F. C. Novaes (Belém), H. Sick (Rio de Janeiro) and G. E. Watson (Washington) for distributional data on certain species based on material in their respective collections. Dr. E. O. Willis (Brazil) kindly reviewed an early version of the manuscript and permitted me to include some of his observations made in the upper Sinú region in recent years. I also thank Professor J. I. Borrero, Departamento de Biología, Universidad del Valle, Cali (Colombia), who furnished the photographs of Colombian birds mostly taken near Buenaventura on the Pacific coast. The curators of the Departments of Ornithology at the American Museum of Natural History (New York), Dr. W. Lanyon, and at the Academy of Natural Sciences (Philadelphia), Mr. R. M. de Schauensee and Dr. F. Gill, kindly permitted me to use the collections under their care.

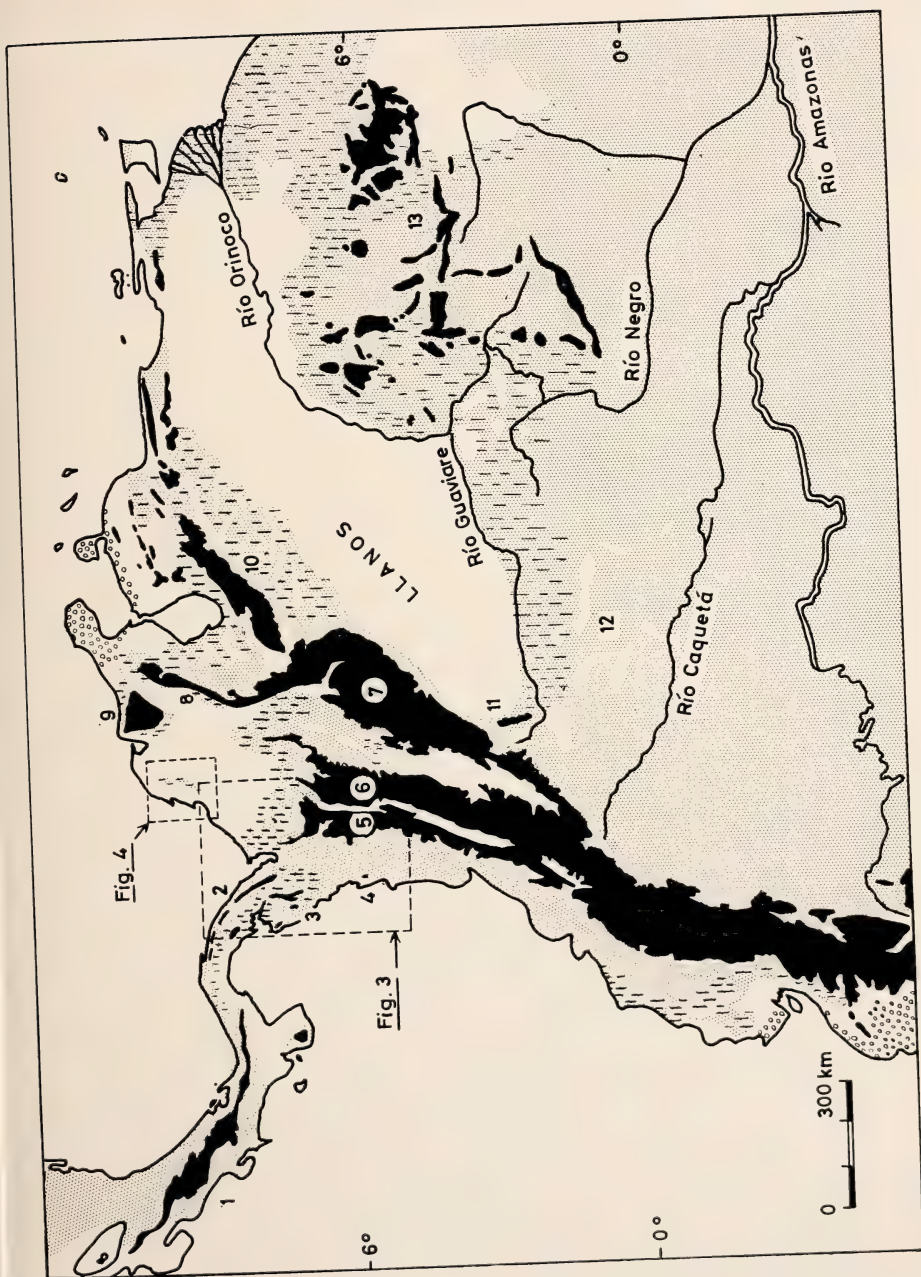
3. Topography

The Andes are a narrow compact mountain range over most of their huge extension along the west coast of South America. They develop a more diverse relief near their northern end in Colombia, where three cordilleras are separated by deep tropical valleys (from west to east): Western Cordillera, Cauca Valley, Central Cordillera, Magdalena Valley, Eastern Cordillera, Llanos (Fig. 1). The Eastern Cordillera continues north-eastward into Venezuela (Mérida Andes) and follows the Caribbean coast decreasing progressively in height. The Central Cordillera of Colombia ends before reaching the Caribbean coast but can be traced through the isolated Sierra Nevada de Santa Marta and the low mountains of the outer Guajira Peninsula into the island chain of the Netherlands Antilles. Exten-

Fig. 1: Present distribution of humid lowland forest in northern South America and southern Middle America. Modified from Hueck & Seibert (1972, South America) and Lauer (1968, Middle America).

Explanation: Shaded — Evergreen forest (Wet and Pluvial Forest). Shaded and dashed vertically — Seasonal forest (Moist and Dry Forest) near savanna regions. Blank — Grass savanna and gallery forest along rivers in the Llanos of eastern Colombia, southern Venezuela and Guyana; agricultural areas in northern Colombia-Venezuela, in Pacific Middle America, and in western Ecuador. „Savannas“ are often artificial and include secondary growth with remnants of Dry and Moist Forest. Scrubby vegetation exists on the southeastern Colombian table mountains in the Amazonian forest. Small open circles — Xerophytic vegetation on the Caribbean peninsulas Guajira and Paraganá, in inter-Andean valleys, and in Pacific lowlands of northwestern Perú. Areas outlined in northwestern Colombia are shown in more detail in Figures 3 and 4, respectively.

Mountains above 1000 m elevation are in black. 1 — Mountains of Costa Rica and western Panamá. 2 — Serranía del Darién. 3 — Cerro Pirre. 4 — Alto del Buey (Serranía del Baudó). 5 — Western Cordillera. 6 — Central Cordillera. 7 — Eastern Cordillera of Colombia. 8 — Sierra de Perijá. 9 — Sierra Nevada de Santa Marta. 10 — Mérida Andes. 11 — Sierra de la Macarena. 12 Table mountains of south-eastern Colombia. 13 — Table mountains of southern Venezuela („Pantepui“).



sive low lying plains in northern Colombia are drained by the lower portions of the rivers Magdalena, Cauca, San Jorge, and Sinú, which flow northward into the Caribbean Sea.

The Western Cordillera forms several mountain ridges and ranges of hills near its end in northwestern Colombia. The Serranía de Abibe to the southeast of the Gulf of Urabá forms a high northern spur of the Western Andes (Fig. 2). It reaches 2200 m elevation at the Alto de Carrizal and drops in a northern direction to 1000 m east of Chigorodó. Still farther north, in the area east of the Gulf of Urabá between Turbo and the upper Río Sinú, there are chains of narrow steep ridges, 200 to 700 m in elevation, which represent the last extensions of the Serranía de Abibe. The elevations given for the Alto de Carepa and Alto de Quimarí in this area on official maps are erroneous, as both peaks are under 1000 m high.

East of the upper Sinú River, a complex of sandstone ridges forms Mt. Murucucú (1270 m elevation). Further north, between Montería and Planeta Rica, series of low hills represent the northern extension of the Western Andes. These hills rise again in the Serranía de San Jacinto near the Caribbean coast to attain elevations of around 600 m or even 800 m (Cerro Maco).

A rugged basalt range, 100 to 300 m in elevation, forms the western shore of the Gulf of Urabá and many small islands dot the coastal waters. A

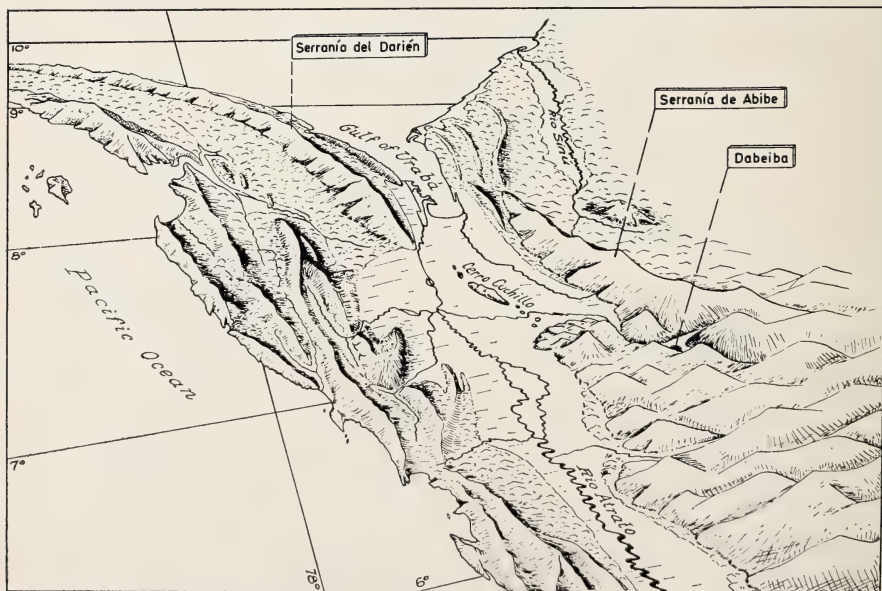


Fig. 2: Northwestern Colombia and adjoining parts of eastern Panamá. View over the region where Central America joins the South American continent.

rough sea beats the rocky coast line during the trade wind season, from December to March. The Serranía del Darién rises farther inland to elevations of 1900 m at Mt. Tacarcuna (Fig. 2). This mountain range forms the Colombian-Panamanian border and terminates abruptly southwest of the Gulf of Urabá. Its geological continuation in a southeastward direction underneath and across the wide swampy lower Atrato Valley is indicated by a series of isolated forested hills which rise from the immense Atrato swamps. Cerro Cuchillo is the highest of these hills. It has an average elevation of around 500 m with the highest peak possibly reaching 600 m. Other low hills to the northwest (Loma Aislada) and southeast of Cerro Cuchillo complete the discontinuous connection of the Serranía del Darién with the Andes of Colombia („Cuchillo bridge“, Fig. 2). The size, elevation, number and exact location of these hills are not yet indicated on any published map. The hills stand out very clearly from the densely forested swampy plains of the Atrato Valley and are easily viewed from the foothills of the Serranía de Abibe to the east.

The Atrato River forms an extensive delta on the southwestern shore of the Gulf of Urabá. This delta deposits into the Gulf through numerous small mouths which are blocked by bars of depths of two meters or less. Sandy, mangrove-covered cays line the head of the Gulf north to Turbo.

A series of steep and rugged basalt ranges follow the Pacific coast of Colombia (Serranía de Baudó, Serranía de los Saltos), continuing into eastern Panamá (Mt. Sapo, Mt. Pirre). The elevation of Mt. Pirre is about 1550 m (Myers 1969). The Serranía de los Saltos averages 300 to 600 m in elevation and is crossed by the upper Río Salaquí and Río Truandó in narrow rocky canyons with numerous impassable rapids. The divide between the rivers which flow east towards the Río Atrato and those which flow west to the Pacific Ocean is formed by another somewhat lower basalt range that also joins the Pirre massif at the Panamanian border (Alturas de Nique). Near the headwaters of the Río Napipí the divide between the Atrato plains and the Pacific slope is low and narrow, but it rises steeply to the south to form the Serranía de Baudó which culminates in the Alto del Buey (1070 m elevation; higher values given on published maps are erroneous).

The eastern border of the Atrato Valley is formed by the steep flank of the Western Cordillera which often rises quite abruptly from the swampy and heavily forested plains.

The first descriptions of parts of the country around the Gulf of Urabá and along the Atrato Valley were given during the last century by Trautwine, Michler, Selfridge, Wyse, and Collins who explored the feasibility of an inter-ocean ship canal in this region. Troll (1930), Hubach, Vallejo, Murphy, and Ossa published more detailed information on the area (references in Haffer 1970 b). A second and third effort to study the possibility

of a canal connecting the Gulf of Urabá and the Pacific Ocean along the Atrato-Truandó route led to the publication of a „Special Report“ in 1949 and an „Interim Geologic Report“ by the U. S. Corps of Engineers in 1967. Topographic and engineering studies in conjunction with the construction of the Panamerican highway system have been conducted in Darién and south of the Gulf of Urabá (Guardia 1957). The first regional geographic account of the entire Pacific lowlands of Colombia, including the Urabá region, was prepared by West (1957) who concentrated his main field work on the Chocó area. Vann (1959) studied the delta of the Atrato River in detail. The distribution of different types of soil in the lower Atrato Valley and around the Gulf of Urabá was mapped on the basis of air photographs by Goosen et al. (1962). Interesting accounts of the Sinú region were published by Gordon (1957) and Parsons (1952). The latter author (1960) commented on the rediscovery of the ruins of the old Spanish town Santa María la Antigua at the northern margin of the Atrato delta. It was from this village that Vasco Núñez de Balboa set out to discover the Pacific Ocean in 1513. For additional information on the Urabá region the reader is referred to Parsons (1967) and Haffer (1970 b).

Fig. 3: Collecting stations in the lowlands of northwestern Colombia and eastern Panamá.

Explanation: Shaded dark — mountains above 1000 m. Shaded light — hill and mountain areas under 1000 m. Dotted — alluvial plains and terraces (largely deforested along the Turbo road southeast of the Gulf of Urabá, along the Caribbean coast, and in the Sinú Valley). Stippled — swamp forest (periodically flooded). Dashed — grass and palm swamps, marshes, and lagoons. The dashed-dotted line east of the Gulf of Urabá marks the approximate limit of forests during the mid-sixties. Rapid deforestation continually pushes this line southward and southwestward.

Colombia: 1 Jaraquiel. 2 Catival; an old Indian name for a site southwest of Planeta Rica and a few miles northwest of Ciénaga San Lorenzo. There is no village (misplaced by Haffer 1967-b, Fig. 3, no. 10). 3 Cáceres. 4 Puerto Valdivia. 5 Valdivia and nearby La Frijolera (1500—1600 m). 6 Quebrada Charrura. 7 Tierra Alta. 8 Frasuquillo. 9 Tucurá. 10 Socorro (Socarré). 11 Río Nain. 12 Alto de Quimarí, approximately 700 m (not 1600 or even 2000 m as shown on some maps). 13 upper Río Mulatos. 14 lower Río Mulatos. 15 Necoclí. 16 Río Tulapa. 17 Río Cope. 18 Turbo. 19 Río Guadualito. 20 Río Currulao. 21 Apartadó. 22 Quebrada Saisa. 23 upper Río Chigorodó. 24 upper Río Imamadó. 25 Villa Arteaga. 26 Pavarandocito. 27 Mutatá. 28 Alto Bonito. 29 Dabeiba. 30 Frontino (1330—1550 m). 31 Acandí. 32 Río Tolo. 33 Titumate. 34 upper Río Tanela. 35 Unguía. 36 Sautatá. 37 Riosucio. 38 Río Salaquí. 39 Río Juradó. 40 Punta Ardita. 41 Juradó, village. 42 Río Truandó. 43 Murindó. 44 upper Río Napipí. 45 Río Murri. 46 Río Uva, near its mouth into Río Bojayá. 47 Mutis (Bahía Solano). 48 Jurubidá. 49 Nuquí. 50 El Tambo and Yuto. 51 Bagadó (Río Andagueda). 52 Santa Cecilia. 53 Tadó (Río San Juan). 54 Condoto. 55 Istmina. 56 Andagoya.

Eastern Panamá: 57 Jaqué. 58 Río Jesusito, north slope of Mt. Sapo. 59 Cana. 60 El Real. 61 Pucro. 62 Quebrada Tapalisa. 63 Paya. 64 Puerto Obaldía.



4. Climate

The tropical climate of northwestern Colombia is characterized by a long rainy season from April to November (barely interrupted by a drier spell in June) and a dry season from December to March. The dry season results from the southward shift of the northern tradewind belt to include the lowlands of northern Colombia during the northern winter. A steady northeasterly wind blows in the Urabá region during the winter months south to about the Río Napipí. I experienced occasional strong winds somewhat to the south of this river in the Río Uva Valley. Still farther south, the influence of the northern tradewinds terminates. The rains fall without major breaks in the central Chocó region where the climate is extremely humid (average annual rainfall in Quibdó 10 545 mm).

The tradewinds, in crossing the lower Atrato Valley in a southwesterly direction, cause a conspicuous southwestward bulging of the isohyets (Fig. 5). The winds are strongly felt on the Pacific coast around Juradó, where the coastal waters are smooth as a gentle lake during the months when the tradewinds blow off the land.

The climate grows rapidly less humid in a northeasterly direction from the Gulf of Urabá in northern Colombia, where the drying influence of the tradewinds is strongly felt from December through March. Locally increased precipitation occurs over the isolated Serranía de San Jacinto west of the lower Río Magdalena (Fig. 4. & 5).

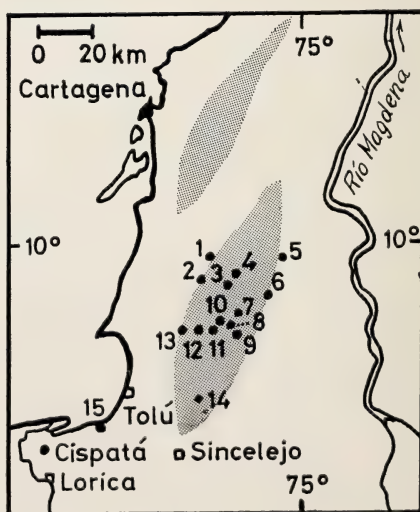


Fig. 4: Northern Colombia, Departamento Bolívar. Index map showing collecting stations in the Serranía de San Jacinto (shaded). For location of map see Fig. 1.

Explanation: 1 María La Baja. 2 Arroyo Playón. 3 San Cristóbal. 4 Arroyo Cacao, 5 San Juan Nepumuceno. 6 San Jacinto. 7 San Isidro. 8 Cansona. 9 San Carlos. 10 Arroyo Camaroncito. 11 Lázaro. 12 Arroyo Tigre. 13 Palmira. 14 Colosó. 15 Coveñas.

Schmidt (1952) discussed the rainfall distribution in Colombia and included the Urabá region in the „tradewind area“ of northern Colombia which is confirmed by the data given above. More recent summaries of rainfall measurements were published by West (1957) and Trewartha (1962). The great detail shown on the rainfall map by Trojer (1958) is based on relief interpretation, but is not backed by corresponding field data. The high rainfall area near Villa Arteaga southeast of the Gulf of Urabá (Fig. 5 & 6) probably is connected with the very humid region along the western base of the Western Andes to the south rather than representing a small humid „island“ as mapped by Trojer (1958) who located Villa Arteaga too far north on his map. The forest and climate grow increasingly more humid as one goes south from this village along the western slope of the mountains.

The Atlas de Colombia (1969: 67—71) gives a useful summary of climatic information on the country as a whole.

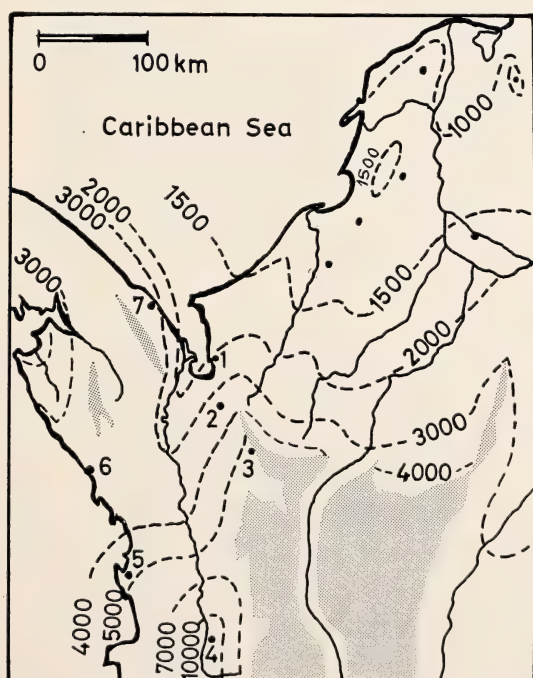


Fig. 5: Annual rainfall (mm) in northwestern Colombia. Modified from Schmidt (1952) and West (1957).

Explanation: Black dots — weather stations listed by Schmidt (1952), as follow: 1 Turbo; 2 Chigorodó; 3 Villa Arteaga; 4 Quibdó; 5 Bahía Solano; 6 Juradó; 7 Acandí. Rainfall is not mapped in the dry inter-Andean calleys. See also legend of Fig. 6. Gray shading — mountains above 1000 m elevation.

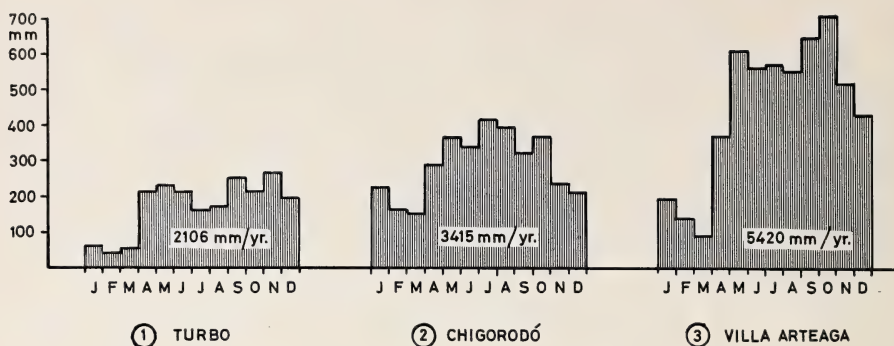


Fig. 6: Average monthly rainfall (mm) in the Urabá region, NW Colombia. Data from Parsons (1967, Table 1).

Explanation: 1 Turbo, airport 1931—1960, 13 years incomplete. 2 Chigorodó, 1951—1954, 1960. 3 Villa Arteaga, 1952—1957, 1959—1960. The average annual rainfall at other stations as numbered on Fig. 5 is estimated as follows: no. 4, Quibdó 10 545 mm; no. 5, Ciudad Mutis, Bahía Solano 4501 mm; no. 6, Juradó 4376 mm; no. 7, Acandí 3280 mm.

5. Vegetation

The lowlands around the Colombian Andes are in part covered with extensive forests (Fig. 1), although recent burning and clearing have reduced the drier woodlands to an alarming extent in the more accessible areas. The open woods or Dry Tropical Forest that originally covered the northern Colombian plains have largely disappeared; only small remnants are still preserved in the valleys of low ranges close to the Caribbean coast, e. g. Serranía de San Jacinto. More extensive humid forests exist along the northern base of the Central and Western Andes as well as in the humid middle Magdalena Valley. These forests are broadly connected around the Gulf of Urabá with the wet forests in the Pacific lowlands of Colombia and northwestern Ecuador. The trans-Andean humid forests continue into Middle America where they cover most of the Caribbean slope from Panamá to Mexico and smaller portions of the Pacific slope, particularly in the Darién region of eastern Panamá and in southwestern Costa Rica.

Evergreen Rain Forest (Pluvial and Wet Forest): No pronounced dry season; precipitation 4 000 to over 10 000 mm per year. Heights of trees 30 to 40 meters. Almost daily showers keep the forest humid including the understory and the forest floor. Natural clearings are rare. Schematic vegetation profiles across a forest river in its upper, middle, and lower course (Fig. 7) indicate that an appreciable interruption of the forest habitat is

Plate 1



Fig. 1: Evergreen rainforest along the middle Río Salagüí, Dep. Chocó, lower Atrato Valley. March 1964. For location see Fig. 3, no. 38.



Fig. 2: Evergreen rainforest along the middle Río Truandó, Dep. Chocó, lower Atrato Valley. March 1964. For location Fig. 3, no. 42.



Fig. 3: Evergreen rainforest at the Río Tasidó, Dep. Antioquia; bridge of Turbo road. August 1963; 12 km south of Mutatá (Fig. 3, no. 27).

Plate 2



Fig. 1: Evergreen rainforest 5 km southwest of Mutatá, Dep. Antioquia, August 1966. For location see Fig. 3, no. 27.



Fig. 2: Clearing in seasonal forest, upper Río San Jorge Valley, Quebrada Charrura, Dep. Córdoba. May 1960. For location see Fig. 3, no. 6.

noticeable only along the lower portion. The forest is most luxuriant along the middle course, where the forest canopy from opposite river banks tends to close the gap of the river (see also Plate 1, Fig. 1 and 2). Due to occasional flooding of the widened lower river valley, there are fairly extensive *Heliconia* thickets and secondary growth characterized by *Cecropia* trees which grade backward into the rainforest.

This forest assumes a wide distribution in the Pacific lowlands of Colombia and northwestern Ecuador as well as along the northern base of the Western and Central Andes and along the slopes of some mountain ranges in Darién.

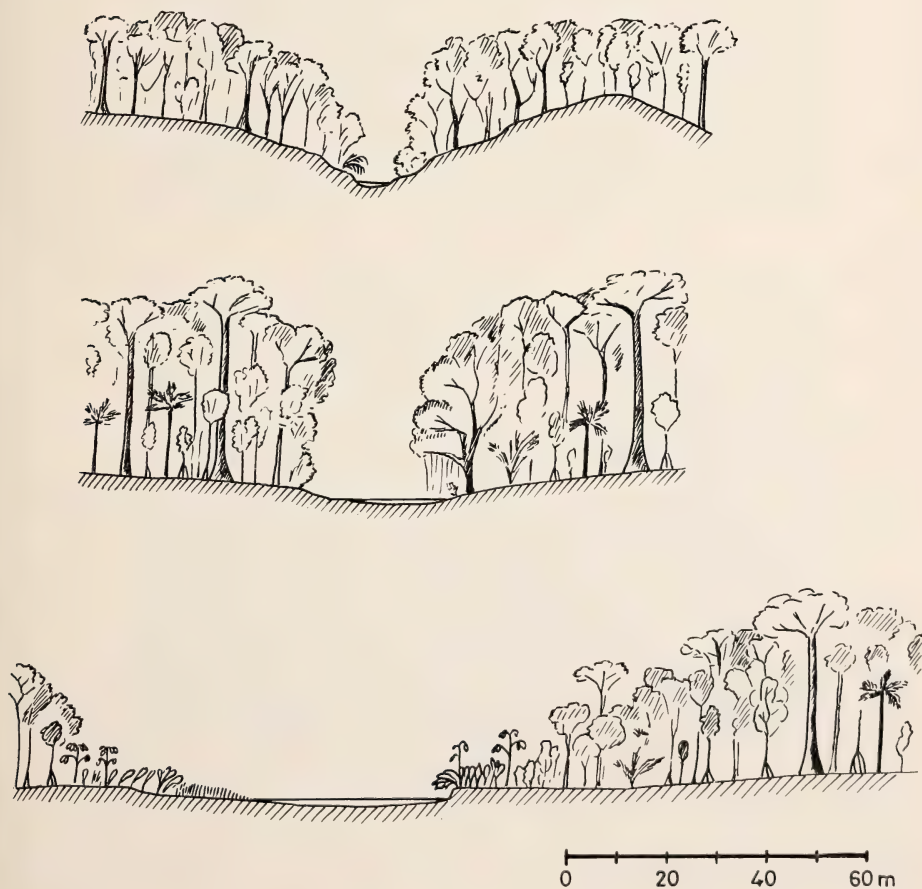


Fig. 7: Schematic vegetation profiles across a forest river in its upper part (above); middle course (center); and lower course (below); northwestern Colombia.



Fig. 8: Forest clearing of a settler along a river course in northwestern Colombia.

Evergreen Seasonal Forest (humid monsoon forest; Moist Forest): Some trees lose their leaves during the dry season from December to March (Plate 2, Fig. 2). Annual precipitation is about 2 000 to 4 000 mm. This forest covers large areas in the Urabá region where many settlers established extensive clearings and plantations. Fig. 8 illustrates a typical forest clearing along a river course in this area, see also Plates 3 and 4.

Semi-evergreen Seasonal Forest (dry monsoon forest; Dry Forest): A large percentage of the trees lose their leaves during the pronounced dry season. Annual precipitation is 1 000 to 2 000 mm. Height of the trees is only around 20 meters and the occurrence of bottle-shaped tree trunks (water storage) increases.

This forest originally covered extensive areas in northern Colombia but has been largely destroyed by man in agricultural regions.

Cloud Forest: The steep mountain ranges in easternmost Panamá (Darién) are covered from 750 m upward with cloud forest, as these ridges are enveloped in mist and cloud almost daily. The crest of the highest ranges (Mt. Pirre, Mt. Tacarcuna) is characterized by a cold, dense, low, mossy forest thicket, the Elfin Woodland (Myers 1969). On low mountain ranges 30 to 40 kilometers southeast of Turbo and to the east of the head of the Gulf of Urabá (Serranía de Pavo, 750 m; Alto de Carepa, 800 m elevation) I found cool misty forest along the crests and all trees heavily covered with moss. Cloud forest probably exists along the Serranía de Abibe and on some of the peaks of the Serranía de Baudó to the south.

Summary information on the vegetation of the Urabá region and Colombia as a whole are given by Cuatrecasas (1958), the Atlas de Economía Colombiana, 3rd part (1962), and the Atlas de Colombia (1969: 74—81) besides general works on the vegetation of South America (e. g. Hueck 1966).

Plate 3



Figures 1 and 2: Indian settlement in evergreen seasonal forest at the Río Esmeraldas near its mouth into the Río Sinú, Dep. Córdoba. June 1963.

Plate 4



Fig. 1: Evergreen seasonal forest along the upper Río Sinú, near mouth of the Río Esmeraldas, Dep. Córdoba. June 1963.



Fig. 2: Small farm with corn field in evergreen seasonal forest along the upper Río Sinú, Dep. Córdoba. June 1963.

6. Ornithological Exploration

Northwestern Colombia received comparatively little attention ornithologically. Chapman (1917) summarized the results of the field work of early expeditions into this area, such as the Michler expedition in 1858 to study the feasibility of a ship canal from the Gulf of Urabá to the Pacific Ocean. Birds were collected during this survey expedition by Arthur C. V. Schott and the brothers W. S. and C. J. Wood along the lower Atrato, Truandó and Nercua Rivers as well as near Turbo (Cassin 1860¹). Mrs. Elizabeth L. Kerr worked in the lower Atrato Valley between 1909 and 1912; Boyle and Miller visited the Alto Bonito region west of Dabeiba in 1915; Anthony, Ball and Richardson travelled in eastern Panamá, reaching the Colombian slope of the Serranía del Darién in 1915 (Chapman 1917). Frank M. Chapman, Curator of Birds at the American Museum of Natural History, New York, directed, between 1910 and 1930, these and other expeditions to Colombia, Ecuador and portions of Venezuela and Peru, which represented the first systematic ornithological explorations of northwestern South America. Chapman's interpretations of the results, published in several classic accounts (e. g. 1917, 1926), were aimed at a broad biological and ecological understanding of the bird faunas and their evolution.

Kjell von Sneidern made bird collections for the Academy of Natural Sciences, Philadelphia, in the upper Río Sinú region (De Schauensee 1950 a, b) and in the Atrato Valley (records included in De Schauensee's catalogue, 1948—1952). The mammalogist P. Hershkovitz collected game birds in northwestern Colombia (Blake 1955). M. A. Carriker, Jr. travelled widely in northern Colombia collecting for the U. S. National Museum, Washington, and A. Wetmore published notes on some of the more interesting species (Wetmore 1951, 1955, 1958, 1959, 1962, 1965, 1968, 1972). The published results of continued explorations by Dr. A. Wetmore (1965, 1968, 1972) in Panamá, including the Darién region, have been particularly useful in comparing the data I obtained in adjacent parts of Colombia.

I visited the lowlands of northwestern Colombia from January to September 1958 and from January to March 1959, when conducting geological field work in the Sinú region and in the area around the Gulf of Urabá. I collected birds and made observations as professional duties permitted. I returned to northwestern Colombia during May-June 1963, March-April 1964, and January-March 1965. During these periods I worked in the upper Sinú and Mulatos Valleys, along several eastern and western tributaries

¹) The identification of a number of birds in Cassin's report seems doubtful, e. g. *Ara militaris*, *Galbula r. ruficauda*, *Hypnelus ruficollis*, *Rhynchocyclus brevirostris*, as discussed in the respective species accounts below.

of the middle and lower Río Atrato and also along the northern Colombian portion of the Pacific coast around Juradó. In August 1966 I had an opportunity to work in a particularly interesting part of the area not visited before: The lowlands near Mutatá, 100 km southsoutheast of the Gulf of Urabá, where I collected 205 specimens near the base of the Serranía de Abibe (Haffer 1967 c). Data on 316 specimens taken in the Serranía de San Jacinto near the Caribbean coast (Fig. 1) and in the upper San Jorge Valley have been published by Haffer & Borrero (1965) and are summarized in the species accounts below. I made additional bird collections outside the area under consideration, e. g. on the remote arid Guajira Peninsula of northeastern Colombia (Haffer 1961 a) and in the semiarid upper Patía Valley of southwestern Colombia (Haffer MS). I spent a total of 26 months on expeditions in the northern and western Colombian lowlands in 1958—1961 and 1963—1967. During these years, I was stationed in the capital city of Bogotá and also undertook shorter field trips to the lowlands east of the mountains as well as to various portions of the northern Andes. This report, based on the results of my field work, builds upon and extends Chapman's (1917) analysis of the avifauna of northwestern Colombia.

7. Ecology

7.1. Ecological distribution of forest birds in northwestern Colombia: The ecological range of tropical birds varies over similarly broad limits as in birds of higher latitudes. There are widely distributed forest species which live in superhumid rainforest as well as in moist and dry seasonal forests often showing only clinal variation in color or size as one goes from one ecological forest type to another. A second group of forest birds confine themselves to a particular type of forest, such as Pluvial Forest or dry tropical forest, or occur only in certain seasonal forests. It remains unknown which ecological factors delimit the occurrence of these species. However, these environmental factors are directly or indirectly related to the amount of annual precipitation which we utilize as an ecological indicator.

The following table summarizes qualitatively the ecological distribution of characteristic forest species of northwestern Colombia. Notes taken during field work in dry Caribbean forests south to the wet forests in the Pacific lowlands form the basis for this subjective interpretation. It is quite obvious from this tabulation that there are three main ecological groups of birds in this region. First, those species that inhabit the wet Chocó forest, often extending their ranges for varying distances into the less humid forests. Second, species that remain restricted to dry or seasonal forests and avoid the wet Pacific forests. Third, those birds that are represented in the wet and seasonal forests by well differentiated allies which meet in the Urabá region.

Table 1: Ecological distribution of forest birds in northwestern Colombia

Species	> 10 000 mm	4 000 mm	2 000 mm	1 000 mm	Annual Precipitation
Species	Evergreen rainforest (Wet Forest) CHOCO REGION	Evergreen seasonal forest (Moist Forest) DARIEN-URABA REGION	Semi-evergreen seasonal forest (Dry Forest): NORTHERN COLOMBIA	Species	
GROUP 1					
<i>Buteo nitidus</i>					
<i>Leucopternis albigollis</i>					
<i>Odontophorus gujanensis</i>					
<i>Piaya cayana</i>					
<i>Piaya minuta</i>					
<i>Trogon violaceus</i>					
<i>Momotus momota</i>					
<i>Brachygalba salmoni</i>					
<i>Notharchus macrorhynchus</i>					
<i>Nonnula ruficapilla</i>					
<i>Melanerpes rubricapillus</i>					
<i>Picumnus cinnamomeus</i>					
<i>Sittasomus griseicapillus</i>					
<i>Xiphorhynchus picus</i>					
<i>Xiphorhynchus guttatus</i>					
<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>					
<i>Thamnophilus nigriceps</i>					
<i>Thamnophilus doliatus</i>					
<i>Myrmeciza longipes</i>					
<i>Chiroxiphia lanceolata</i>					
<i>Myiobius atricaudus</i>					
<i>Onychorhynchus mexicanus</i>					
<i>Todirostrum sylvia</i>					
<i>Atalotriccus pilaris</i>					
<i>Leptopogon amaurocephalus</i>					
<i>Thryothorus leucotis</i>					
<i>Turdus grayi</i>					
<i>Dacnis viguieri</i>					
<i>Basileuterus delatitrii</i>					

Table 1 (continued)

Species	> 10 000 mm	4 000 mm	Evergreen seasonal forest (Moist Forest) DARIEN-URABÁ REGION	2 000 mm	1 000 mm	Annual Precipitation
GROUP 2						
<i>Crax rubra</i>						<i>Habia fuscicauda</i>
<i>Aramides wollii</i>						<i>Habia gutturalis</i>
<i>Neomorphus radiolosus</i>						<i>Eucometis penicillata</i>
<i>Pionopsitta pulchra</i>						<i>Arremon schlegeli</i>
<i>Trogon complis</i>						
<i>Ramphastos brevis</i>						<i>Crax alberti</i>
<i>Pteroglossus t. sanguineus</i>						<i>Aramides cajanea</i>
<i>Galbula r. melanogenia</i>						<i>Neomorphus geoffroyi</i>
<i>Formicarius nigricapillus</i>						<i>Pionopsitta haematotis</i>
<i>Pittasoma rufopileatum</i>						<i>Trogon melanurus</i>
<i>Manacus vitellinus</i>						<i>Ramphastos sulcirostris</i>
<i>Pipra mentalis</i>						<i>Pteroglossus t. torquatus group</i>
<i>Rhynchocyclus brevirostris</i>						<i>Galbula r. ruicauda group</i>
<i>Psarocolius cassini</i>						<i>Formicarius analis</i>
<i>Campylorhynchus albobrunneus</i>						<i>Pittasoma michleri</i>
GROUP 3						<i>Manacus manacus</i>
<i>Tinamus major</i>						<i>Pipra erythrocephala</i>
<i>Crypturellus berlepschi</i>						<i>Rhynchocyclus olivaceus</i>
<i>Penelope purpurascens</i>						<i>Psarolius guatemalensis</i>
<i>Columba goodsoni</i>						<i>Campylorhynchus zonatus</i>
<i>Leucopternis semiplumbea</i>						
<i>Trogon massena</i>						
<i>Trogon viridis</i>						
<i>Hylomanes momotula</i>						
<i>Electron platyrhynchos</i>						



Table 1 (continued)

Species	> 10 000 mm	4 000 mm	2 000 mm	1 000 mm	Annual Precipitation
	Evergreen rainforest (Wet Forest) CHOCO REGION	Evergreen seasonal forest (Moist Forest) DARIEN-URABÁ REGION	Semi-evergreen seasonal forest (Dry Forest): NORTHERN COLOMBIA	Species	
<i>Pipra coronata</i>					
<i>Sapayoa aenigma</i>					
<i>Colonia colonus</i>					
<i>Terenotriccus erythrurus</i>					
<i>Myiobius barbatulus</i>					
<i>Myiornis ecaudatus</i>					
<i>Pipromorpha oleaginea</i>					
<i>Thryothorus thoracicus</i>					
<i>Thryothorus nigricapillus</i>					
<i>Thryothorus fasciatoventris</i>					
<i>Henicorhina leucosticta</i>					
<i>Leucolepis phaeocephala</i>					
<i>Cyanerpes cyaneus</i>					
<i>Dacnis cayana</i>					
<i>Dacnis venusta</i>					
<i>Basileuterus rivularis</i>					
<i>Zarhynchus wagleri</i>					
<i>Euphonia fulvicrissa</i>					
<i>Euphonia minuta</i>					
<i>Tangara johannae</i>					
<i>Tangara palmeri</i>					
<i>Chlorothraupis olivacea</i>					
<i>Tachyphonus delatritii</i>					
<i>Mitrospingus cassinii</i>					
<i>Heterospingus xanthopygius</i>					
<i>Erythrolithypis salmoni</i>					
<i>Pitylus grossus</i>					
<i>Cyanocompsa cyanooides</i>					
<i>Arremon aurantirostris</i>					

C — Contact without hybridization (H) — Contact with restricted hybridization H — Contact with unrestricted hybridization

7.2. Occurrence of bird species inside the forests of northwestern Colombia: Most species inhabit more or less well defined zones in the forest, such as forest floor, low or high understory, canopy. The vertical stratification of the forest habitat probably is an important factor in contributing to the stratified sympatric occurrence of the numerous tropical forest birds. In the following paragraphs I list the typical forest habitats with their characteristic species based on my field notes (Fig. 9). The classification is that proposed by Slud (1960) and Karr (1971: 218) for the forest bird fauna of Costa Rica and Panama, respectively. Other workers in South America, such as Brosset (1964) for western Ecuador, Davis (1953) for Guyana, Novaes (1973) for lower Amazonia and O'Neill & Pearson (1974) for eastern Perú prepared similar lists.

Forest floor: The tinamou *Tinamus major*, the curassow *Crax rubra*, the wood-quail *Odontophorus gujanensis*, the Quail-dove *Geotrygon veraguensis* (in humid areas only), the Ground-cuckoo *Neomorphus geoffroyi*, the antbirds *Formicarius analis* (light forest, forest border, and adjoining second growth), *Hylopezus perspicillatus*.

Understory. Low (1 to 2 meters above the ground): the hummingbird *Phaethornis longuemareus*, the antbirds *Myrmeciza exsul*, *Gymnopithys leucapsis*, *Hylophylax naevioides*, *Phaenostictus mcleannani*, the wrens *Henicorhina leucosticta* (in humid areas), *Cyphorhinus aradus*, the finches *Cyanocompsa cyanoides* and *Arremon aurantirostris*. *High* (2 to 5 metres above the ground): several hummingbirds, the trogon *Trogon rufus*, the motmots *Momotus momota* and *Electron platyrrhynchum*, the puffbirds *Malacoptila panamensis* and *Nonnula frontalis*, the woodcreeper *Xiphorhynchus guttatus*, the antbirds *Thamnophilus punctatus*, *T. nigrescens*, *Myrmotherula fulviventris*, and *M. axillaris*, the manakins *Pipra coronata*, *P. erythrocephala*, *P. mentalis*, and *Sapayoa aenigma*, the mourner *Rhytipterna holerythra*, many flycatchers such as *Terenotriccus erythrurus*, *Myiobius barbatulus*, *Platyrinchus coronatum*, *Rhynchocyclus olivaceus*, *Pipromorpha oleaginea*, the tanagers *Tachyphonus delatarii* and *Chlorothraupis olivacea*.

Middle forest: Several species of birds of prey like *Leucopternis semiplumbea*, and the noisy *Daptrius americanus*, the trogons *Trogon melanurus* and *T. viridis*, the puffbird *Monasa morphoeus*, the jacamar *Jacamerops aurea*, the woodpecker *Celeus loricatus*, the cotingids *Lipaugus unirufus* and *Querula purpurata*, the tanagers *Tachyphonus luctuosus* and *T. delatarii* (also high understory).

Canopy: The guan *Penelope purpurascens*, the parrots of the genera *Ara* and *Amazona*, the toucans *Pteroglossus torquatus*, *Ramphastos sulfuratus*, *R. ambiguus swainsonii*, the caciques *Psarocolius decumanus*, *Zarhynchus wagleri*, *Psarocolius guatimozinus*, the honeycreepers *Dacnis cayana* and *D. viguieri*, several tanagers which are seen in low fruiting trees on forest clearings and at forest borders, such as *Euphonia xanthogaster*, *E. fulvicrissa*, *E. minuta*, *E. lanirostris*, *Tangara nigrocincta*, *T. inornata*, and *T. lavinia*.

Thickets and overgrown forest edges: The tinamou *Crypturellus soui*, the rail *Aramides cajanea* (near rivers), the chachalaca *Ortalis garrula*, the squirrel-cuckoos *Piaya cayana* and *P. minuta*, the trogon *T. viridis*, the jacamars *Brachygalba salmoni* and *Galbula ruficauda*, the woodcreeper *Glyphorhynchus spirurus*, the antbirds *Myrmeciza exsul*, *Cymbilaimus lineatus*, *Taraba major*, *Thamnophilus doliatus*, *Cercomacra nigricans*, *Gymnocichla nudiceps*, and *Hylopezus fulviventris*, the cotingids *Pachyramphus cinnamomeus*, the manakin *Manacus vitellinus*, the

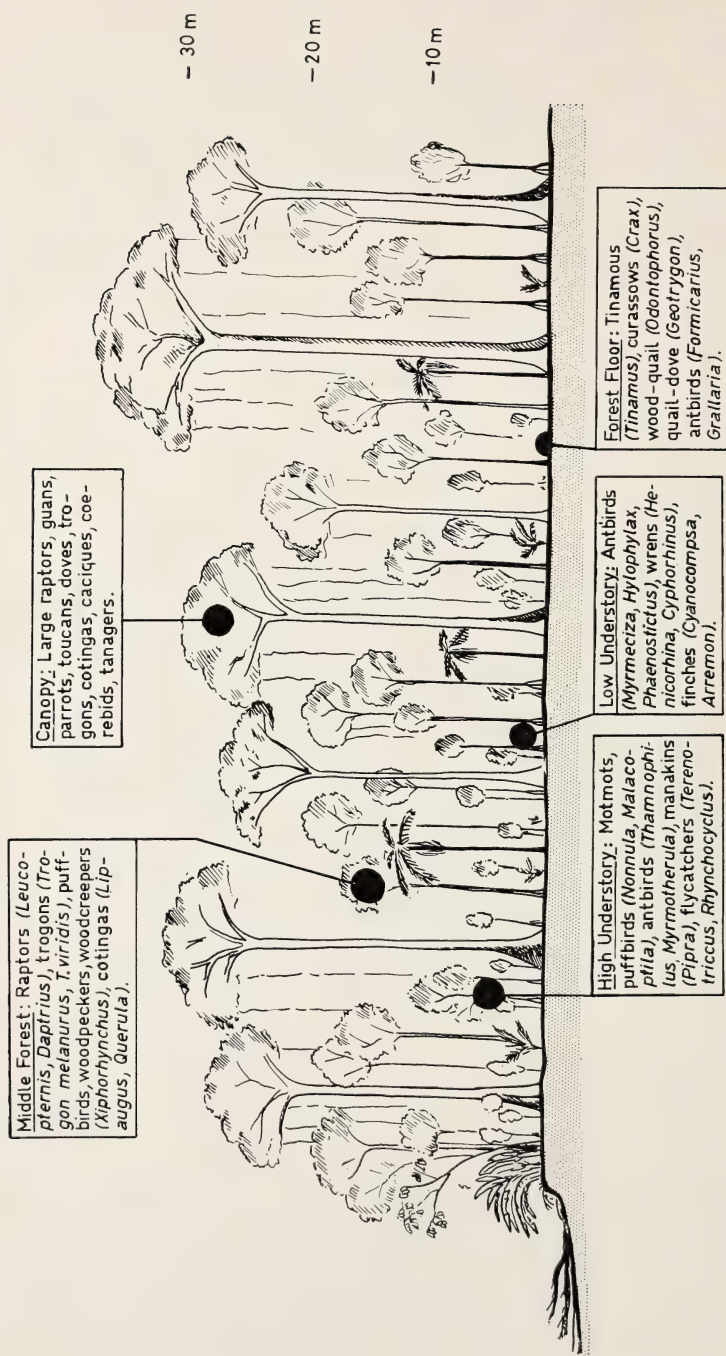


Fig. 9: Occurrence of birds inside the forest of the Urabá region, northwestern Colombia. A river bed on the left side of this schematic drawing.

flycatchers *Myiodynastes maculatus*, *Todirostrum cinereum*, and *Tyrannulus elatus*, the cacique *Amblycercus holosericeus*, the tanagers *Thraupis episcopus*, *Ramphocelus dimidiatus* and *R. icteronotus*, *Mitrospingus cassinii*, the wrens *Thryothorus leucotis*, *T. fasciatoventris*, *T. nigricapillus*, *Campylorhynchus albobrunneus*, *C. zonatus* (northeast of Turbo), the finch *Arremon conirostris*.

Forest rivers and creeks: The finfoot *Heliornis fulica*, the sunbittern *Eurypyga helias*, the kingfishers (*Megaceryle*, *Chloroceryle*), the flycatcher *Pitangus lictor*, and the terrestrial warbler *Basileuterus fulvicauda*.

7.3. Flocking in forest birds: One may walk through a Colombian forest for hours without noticing any bird. Then suddenly a noisy mixed species flock of birds may travel through the branches overhead or may follow a swarm of army ants near the forest floor. Other mixed species assemblages can be observed near fruiting trees. Gregarious parrots form flocks during the nonbreeding season and are often seen flying over the forest canopy. Courtship parties of manakins (*Manacus manacus*, *M. vitellinus*, *Pipra erythrocephala*) as well as singing assemblies of the hummingbird *Phaethornis longuemareus* in the undergrowth of the forest are of a different nature than the mixed species flocks mentioned above.

Although I have not studied mixed species flocks in detail, I watched them often in the Urabá forests and confirm as „professional“ attendants of swarms of army ants in this area the following antbirds: *Hylophylax naevioides*, *Gymnopathys bicolor*, *Phaenostictus mcleannani*, and the wood-creeper *Dendrocicla fuliginosa*, among other species. Willis (1967, 1972, 1973) recently gave excellent accounts of the biology of these birds based on studies in Panamá and Colombia. Willis & Oniki studied antfollowing antbirds in Amazonia, where species of *Rhegmatorhina*, *Pithys*, *Phlegopsis*, and other Amazonian species of *Gymnopathys*, *Hylophylax*, etc. replace the trans-Andean ant-followers mentioned above.

Certain mixed species flocks that exploit fruiting trees, such as the tanager-honeycreeper associations, were studied by Moynihan (1962) in Panamá. I observed near Mutatá the following species as members of such flocks: *Cyanerpes caeruleus*, *Chlorophanes spiza*, *Dacnis cayana*, *Dacnis venusta*, *Tangara johannae*, *Tangara lavinia*, and *Erythrothlypis salmonei*.

Bird flocks that wander through the lowland forest at medium levels are typically composed of insectivorous birds, such as the antwrens *Myrmotherula axillaris*, *M. fulviventrís*, and *Microrhopias quixensis* (see also Slud 1960, 1964; Skutch 1969; Wiley 1971). Among other species joining such flocks are *Xenops minutus*, *Xiphorhynchus guttatus* and occasionally the woodpecker *Celeus loricatus*. Some of the species attending swarms of army ants join at times with flocks of wandering birds or, conversely, a wandering flock joins temporarily a mixed flock over a swarm of army ants. It remains unknown whether interspecific flocking primarily helps to protect the birds against predation or mainly increases foraging efficiency.

8. Zoogeography

8.1. Analysis of the trans-Andean lowland forest avifauna

In order to interpret the nature of the northwestern Colombian forest avifauna and to understand some of its characteristic aspects, it is necessary to broaden the scope of our study and to incorporate in our analysis the tropical avifauna of the entire trans-Andean lowland forest region of which northwestern Colombia forms a small part. The Middle American landbridge is of zoogeographic importance as a connecting link and extensive, yet narrow, transition zone between the nearctic and neotropical realm (Simpson 1950, Darlington 1957, Stuart 1964). Griscom (1942), Mayr (1946, 1964) and Howell (1969) discuss general zoogeographic aspects of the entire avifauna of Middle America. The publications of Stuart (1966), Duellman (1966), and Savage (1966) provide important information on the ecology, composition, and history of the Central American herpetofauna and those of Baker (1963) and Ryan (1963) on the Middle American mammalian faunas.

In a zoogeographic study of the Middle American avifauna it is advantageous to separate initially analyses of the lowland and montane faunas and to distinguish between forest and nonforest elements. A future synthesis of the results of these separate studies will lead to an understanding of the composition and history of the Middle American avifauna as a whole. The Middle American mountains harbor many endemic species and permit the southward penetration into low latitudes of a number of northern elements which are lacking in the tropical lowlands of Middle America (Howell 1969; Haffer 1974, Fig. 8.3).

We are here concerned exclusively with an analysis of the avifauna of the trans-Andean humid lowland forests (Dry, Moist, Wet and Pluvial Forest in the Holdridge classification), which cover the Caribbean slope of Middle America from northwestern South America to southeastern Mexico (Fig. 1). Extensive forests along the drier Pacific slope of Middle America occur only in eastern and western Panamá as well as in the Golfo Dulce region of southwestern Costa Rica (Fig. 1). Whereas the avifauna of seasonal (monsoon) forests is included in the following discussion, the faunas of cloud forest and coniferous forest are excluded.

The close relationships of the trans-Andean forest fauna with the avifauna of Amazonia emphasized by previous authors (Chapman, Griscom, Mayr) indicate a fairly recent direct connection of these faunal areas. This contrasts with the situation found in the Middle American nonforest fauna whose relationships with the cis-Andean nonforest avifauna are rather weak (Mayr 1964, Haffer 1967 d).

Amazonian forest birds probably reached the trans-Andean lowlands in large numbers during humid climatic periods of the geological past, as discussed below, coming around the northern tip of the Andes and following the Caribbean lowlands westward to enter Middle America and Pacific Colombia via the Urabá region. A smaller group of Amazonian forest birds probably reached the Pacific lowlands of Ecuador-Colombia by crossing the Andes in northern Perú, where the locally narrow mountains offer a number of relatively low passes (Loja route, Marañón route; Chapman 1926, Haffer 1967 a). Extensive faunal interchange within the trans-Andean forest region led to the immigration of Middle American elements into northwestern South America and of northern and western Colombian species into Middle America, thus "blurring" to a certain extent the zoogeographic distinctness of the distribution centers (core areas) of the trans-Andean forest fauna analysed below.

8.1.1. *Size*: In order to elucidate the zoogeographic characteristics of the trans-Andean lowland forest avifauna, a broad definition of "forest species" should be applied. I designate as forest species birds of the forest interior as well as species inhabiting forest edges, riparian vegetation in forested areas, and species that are generally restricted to forested regions and disappear from an area once the forest has been cut. Water and swamp birds as well as aerial feeders such as swifts and swallows are excluded.

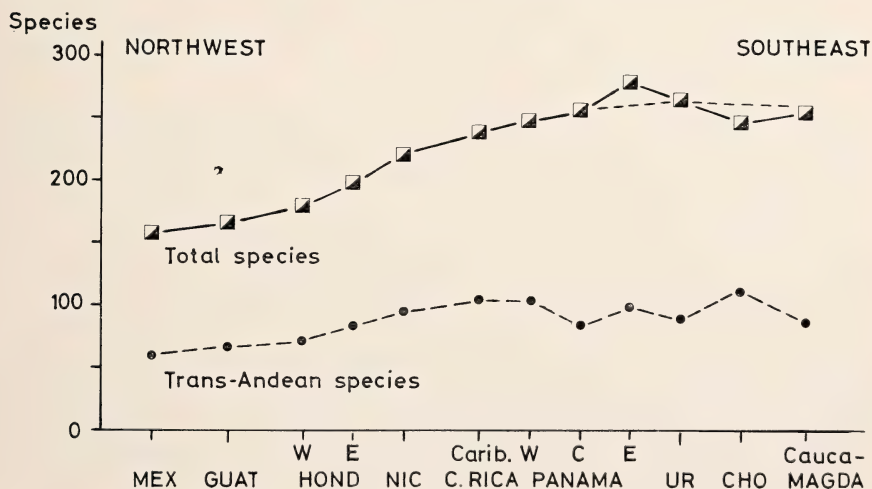


Fig. 10: Total number of forest bird species in the humid trans-Andean lowlands (upper curve) and number of exclusively trans-Andean forest species (lower curve). See Table 2 for details.

Explanation: MEX — Mexico. GUAT — Guatemala. HOND — Honduras (western and eastern). NIC — Nicaragua. Carib. C.RICA — Caribbean Costa Rica. PANAMA — Panamá (western, central, eastern). UR — Urabá region. CHO — Chocó region. CAUCA-MAGDA — Cauca-Magdalena region.

Based on these criteria, I have compiled the following data: The total number of species in the forested trans-Andean lowlands ranges from 280 in eastern Panamá to 156 species in southeastern Mexico (Fig. 10 and Table 2). The total number of species decreases gradually along the Middle American isthmus, presumably because of ecological reasons, more effective isolation from the Amazon basin, as well as a regional filter effect of the reduced available land area. The rate of reduction in species number is particularly high in Nicaragua, where pine savannas reduce the width of the rainforest belt (Howell 1971) and in Honduras, where steep mountains reach close to the coast, thus narrowing the humid lowlands appreciably (Monroe 1968). Also, the Middle American forests probably grow progressively less complex structurally and in plant species composition going northward. Through the reduction in the number of available niches, this situation may lead to the successive northward reduction in the number of forest bird species. There are, however, no field studies to substantiate this assumption (see also discussions by Slud, 1960: 141, and Howell, 1971: 231).

The northward reduction in species numbers of different avian families varies considerably (Fig. 11). Species-rich families suffer greater reduction on a percentage basis than families represented by only a few species like the toucans and jacamars. The decrease in species numbers of the more strictly forest-adapted antbirds (Formicariidae) is particularly conspicuous. Howell (1969) illustrated and discussed the varying species numbers of avian families along the Middle American isthmus combining, however, lowland and montane birds.

The locally higher and lower than expected total number of lowland forest species in eastern Panamá and in Pacific Colombia, respectively (Fig. 10), may be explained as follows: Environmental conditions in the Chocó region are more extreme, i. e. the climate is excessively humid and the vegetation cover is a solid blanket of Wet and Pluvial Forests. This may lead to some reduction in the number of widely distributed forest birds in the Chocó region, perhaps through the absence of certain feeding trees, of old tree trunks providing nest cavities and/or the absence of openings in the forest or forest edge situations, etc. Thus only six parrots are known from the central Chocó region compared to eleven species in the Urabá region and 13 parrots in the Cauca-Magdalena area of northern Colombia. Similarly, there are more *Bucconidae* (8 versus 6 species), *Dendrocolaptidae* (10 versus 7 species), *Tyrannidae* (27 versus 20 species), etc. in the Urabá region than in the Chocó area, presumably also because of the ecologically more extreme conditions in Pacific Colombia. On the other hand, these conditions lead to the presence, in the latter area, of the largest number of endemic trans-Andean birds, as discussed below.

Eastern Panamá combines, to a certain extent, ecological conditions of the Chocó and Urabá regions. Very humid forests extend northward from the

Table 2: Distributional analysis of the trans-Andean lowland forest avifauna ¹⁾

	SE-Mexico	Guatemala	W-Honduras	E-Honduras	Nicaragua	Pacific Costa Rica	Caribbean Costa Rica	Western Panamá	Central Panamá	Eastern Panamá	Urabá region	Chocó region	Cauca-Magdalena region	NW-Venezuela
A. Species of Caribbean northern Middle America (7 species)	6	6	6	6	1									
B. Species of Caribbean southern Middle America (14 species)				4	8	3	14	12	3	3	1			
C. Species of Pacific southern Middle America (12 species)						12		4						
D. Species of the Cauca- Magdalena region (14 species)									2	7	8		13	2
E. Species of Pacific Colombia (32 species)										6	5	32	2	
F. Middle American species (35 species)	30	33	35	35	35	14	31	24	12	9	4	1	3	2
G. Species of northwestern South America and southern Middle America (54 species)		3	6	12	22	10	32	37	45	52	51	54	47	6
H. Species occupying most of the trans-Andean forest region (27 species)	24	24	26	27	27	23	27	27	25	23	22	25	21	7
Number of trans-Andean species	60	66	73	84	93	62	104	104	87	100	91	112	86	17
(Percent of total species) %	39	41	40	42	43	38	44	41	34	35	34	45	34	
Number of cis-Andean species undifferentiated or only sub-specifically differentiated in trans- Andean lowlands	96	99	107	115	127	100	135	147	171	180	176	135	170	
(Percent of total species) %	61	59	60	58	57	62	56	59	66	65	66	55	66	
Total species	156	165	180	199	220	162	239	251	258	280	267	247	256	

¹⁾ A total of 195 forest bird species are restricted to the trans-Andean lowlands. Of these birds 112 and 104 species are found in Pacific Colombia and Caribbean Costa Rica, respectively.

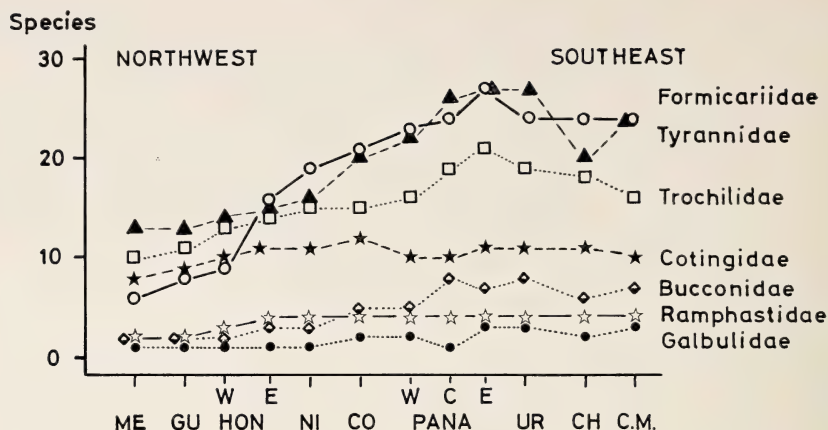


Fig. 11: Decrease of species numbers in selected bird families from northwestern Colombia along the Caribbean lowlands of Middle America to southeastern México.

Explanation: ME — southeastern Mexico. GU — Guatemala. HON — Honduras (western, eastern). NI — Nicaragua. CO — Costa Rica. PANA — Panamá (western, central, eastern). UR — Urabá region. CH — Chocó region. C.M. — Cauca-Magdalena region. Open circles — Formicariidae. Solid triangles — Tyrannidae.

Chocó along the mountains of Darién harboring Chocó birds like *Crypturellus kerriae*, *Xenornis setifrons*, *Carpodectes hopkei*, *Tangara palmeri* to mention only a few that are missing from central Panamá and farther north. At the same time, less humid conditions comparable to those prevailing in northern Colombia and in the Urabá region are found in parts of eastern Panamá permitting the occurrence of forest birds that are missing from the Chocó probably because of ecological reasons. Thus the greater ecological range of forest habitats in the relatively small area of eastern Panamá probably explains the locally increased species diversity in this region.

Table 3 provides details of the size of various regional trans-Andean and Amazonian forest avifaunas. This table also compares the number of birds in each family at three individual forest sites studied in detail (La Selva, Costa Rica; Yarinacocha and Balta, both in eastern Perú). The size of the rich forest avifaunas of Pacific Colombia and of humid Caribbean Costa Rica is fairly similar, viz. 247 and 239 species, respectively. Trans-Andean birds represent 45 % and 44 % of these faunas. The rest of the species are shared with Amazonia. The Chocó fauna has usually one or two more species in each family than the Caribbean Costa Rican fauna. This, however, is reversed in the parrots, owls, motmots, woodcreepers, and finches which are represented by less species in the Chocó region. In the case of the owls the total of four species for the Chocó fauna may

Table 3: Composition of the trans-Andean and cis-Andean lowland forest avifaunas. Comparison by families; exclusive of water birds and aerial feeders such as swifts and swallows.

Family	Number of sympatric species 1)						
	Trans-Andean Avifauna			Cis-Andean Avifauna			
	La Selva, Costa Rica	Caribbean Middle America	Pacific Colombia	SE-Colombia	Surinam	Yarina Cocha	Balta, E-Peru
Tinamidae	3	3(1)	4(2)	6(4)	4(1)	6	9
Accipitridae	9	20(1)	18(2)	17(2)	17(2)	11	8
Falconidae	6	7(0)	8(1)	8(1)	7(1)	7	7
Cracidae	2	2(2)	3(3)	6(6)	3(3)	3	3
Phasianidae	2	2(2)	2(2)	1(0)	1(0)	1	2
Psophiidae	0	0(0)	0(0)	1(1)	1(1)	0	1
Eurypygidae	1	1(0)	1(0)	1(0)	1(0)	1	1
Columbidae	6	10(4)	11(5)	7(1)	7(1)	7	6
Psittacidae	6	10(6)	6(3)	16(10)	15(7)	11	13
Cuculidae	2	2(0)	3(1)	4(1)	3(1)	4	6
Nyctibiidae	1	1(0)	2(0)	3(0)	2(0)	2	2
Caprimulgidae	1	2(0)	2(0)	3(2)	3(2)	2	4
Strigidae	5	7(1)	4(1)	6(2)	5(2)	6	5
Trochilidae	13	16(9)	18(12)	23(16)	10(7)	12	12
Trogonidae	4	4(2)	4(2)	6(1)	5(0)	6	4
Alcedinidae	5	5(0)	5(0)	5(0)	5(0)	5	5
Momotidae	2	4(2)	1(0)	3(0)	1(0)	3	3
Galbulidae	2	2(0)	2(0)	7(6)	6(5)	4	3
Bucconidae	4	5(1)	6(4)	8(7)	5(3)	8	8
Capitonidae	0	0(0)	3(3)	3(3)	1(0)	2	2
Ramphastidae	4	4(3)	4(3)	7(6)	5(4)	7	8
Picidae	6	6(5)	9(4)	14(10)	11(8)	14	10
Dendrocolaptidae	7	11(4)	7(3)	12(6)	12(6)	11	14
Furnariidae	5	5(2)	7(3)	22(17)	10(7)	8	19
Formicariidae	17	21(11)	24(13)	66(53)	37(28)	27	43
Conopophagidae	0	0(0)	0(0)	2(2)	2(2)	0	2
Rhinocryptidae	0	0(0)	0(0)	1(1)	0(0)	0	1
Cotingidae	12	12(8)	11(7)	19(14)	19(16)	16	15
Rupicolidae	0	0(0)	0(0)	1(1)	1(1)	0	0
Pipridae	4	4(3)	7(4)	10(4)	9(4)	7	5
Tyrannidae	18	20(6)	20(4)	28(12)	20(14)	20	25
Corvidae	0	1(1)	1(1)	1(1)	1(1)	1	1
Troglodytidae	7	7(5)	7(5)	4(3)	3(2)	5	4
Turdidae	1	1(0)	1(0)	2(0)	2(0)	2	2
Sylviidae	2	2(0)	3(1)	2(1)	2(1)	2	0
Vireonidae	3	4(2)	4(1)	6(4)	6(2)	3	5
Icteridae	3	3(2)	3(2)	8(6)	2(1)	4	9
Parulidae	2	2(1)	2(1)	1(1)	2(1)	0	1
Coerebidae	3	5(2)	6(2)	8(4)	5(0)	6	4
Thraupidae	14	19(15)	21(15)	24(16)	16(12)	19	21
Fringillidae	7	9(3)	7(1)	5(1)	6(2)	3	4
Total	189	239(104)	247(111)	377(226)	273(148)	256	297

1) Added to the total number of sympatric birds is in parentheses the number of species endemic in the trans-Andean region (two left columns) and in Amazonia (two right columns). The number in parentheses, of course, includes the species endemic to each individual area.

be incomplete. The motmots originated in Middle America and are represented by four species in Caribbean Costa Rica and by only one species in the central Chocó.

Southeastern Colombia harbors 377 forest species, although only 250 to 300 species may be found at any single locality. However, long term observations in this region have not been conducted. O'Neill (1974) and O'Neill et al. (1974) recently provided complete lists of the birds at two localities in eastern Peru, viz. Balta, Río Curanja (headwater region of the Río Purus) and Yarinacocha in the valley of the Río Ucayali (Table 3). The bird fauna of the Balta forest is extremely rich; e. g. nine species of tinamous (Tinamidae), eight species of toucans (Ramphastidae), and 43 species of antbirds (Formicariidae) are sympatric there, probably the largest numbers of allies in these families to be found together at a single locality anywhere in the tropics of South America. O'Neill (1974) provided interesting discussions on the "ecological sorting mechanisms" by which sympatric congeneric species avoid, or at least reduce, ecological competition. I consider 297 birds of the Balta fauna and 257 species of the Yarinacocha fauna as forest species. Applying a somewhat more restrictive definition, O'Neill (1974) accepts only 251 species as primarily forest-inhabiting at Balta. These figures compare with a total of 189 forest birds at La Selva, Costa Rica (Table 3). I compiled the latter figure from the lists published by Slud (1960).

8.1.2. *Composition:* The trans-Andean lowland forest avifauna has a pronounced Amazonian character, as mentioned above. 55 to 66 % of the species composing the trans-Andean fauna are either undifferentiated or at most subspecifically distinct from the representative Amazonian populations (Table 2). Even among the 195 endemic trans-Andean forest species many are closely related to their Amazonian representatives and are just at or barely above the level of species differentiation (Figs. 12, 13; Table 4). In these cases the northern Andes and the extensive grass plains (Llanos) of central Venezuela and eastern Colombia separate the trans-Andean and Amazonian representatives. Only few of them have later extended their ranges and made contact in narrow forest corridors along the base of the Venezuelan or northern Colombian mountains.

The most distinct and perhaps oldest elements of the trans-Andean fauna are 30 species, which belong to 22 or 23 endemic trans-Andean genera 15 or 16 of which are monotypic (Table 5). Their cis-Andean representatives are, in most cases, unknown and are probably extinct.

I analysed the geographical distribution of the 195 trans-Andean species, first, by calculating a "faunal resemblance factor" for various trans-Andean forest avifaunas and, second, by considering individual species ranges and establishing several distribution centers or core areas. In calculating the

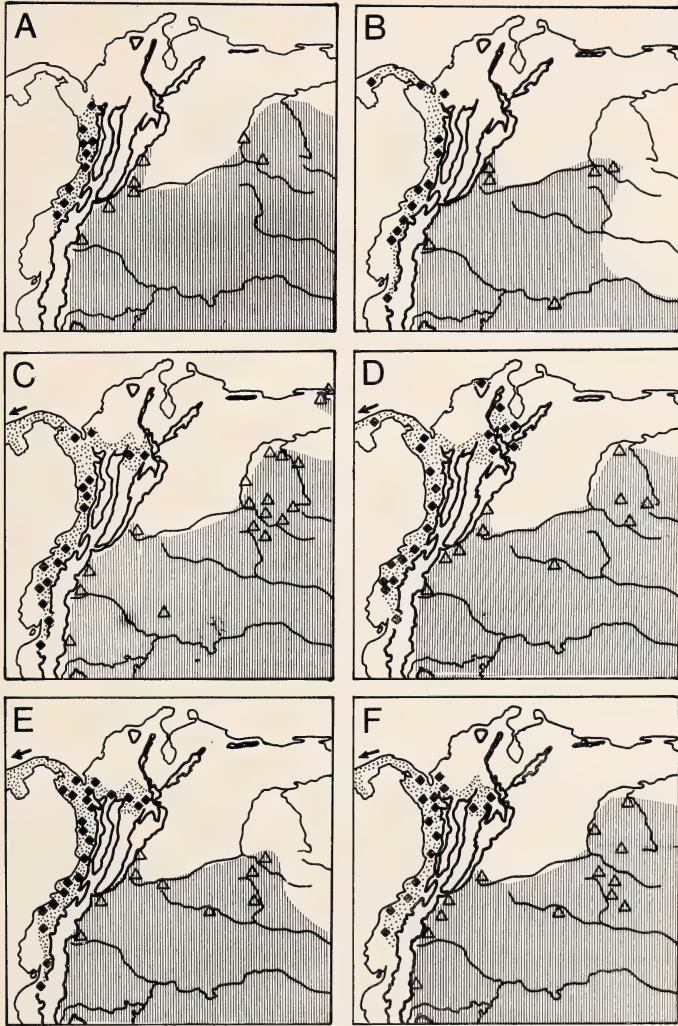


Fig. 12: Distribution of selected trans-Andean forest birds and their Amazonian representatives. Note separation of allies by northern Andes.

Explanation: Heavy black line delimits mountain ranges above 1000 m elevation. Arrow indicates that range extends into northern Middle America. The Pacific representative (locality records shown as solid squares, range stippled) is listed first, its Amazonian ally second (selected locality records shown as open triangles, range shaded): **A** Tinamous *Crypturellus berlepschi* — *C. cinereus*. **B** Forest hawks *Leucopternis plumbea* — *L. schistacea*. **C** Hummingbirds *Heliophryx barroti* — *H. aurita*. **D** Hummingbirds *Threnetes ruckeri* — *T. leucurus*. **E** Puffbirds *Malaecoptila panamensis* — *M. fusca*. **F** Antbirds *Hylophylax naevioides* — *H. naevia*.

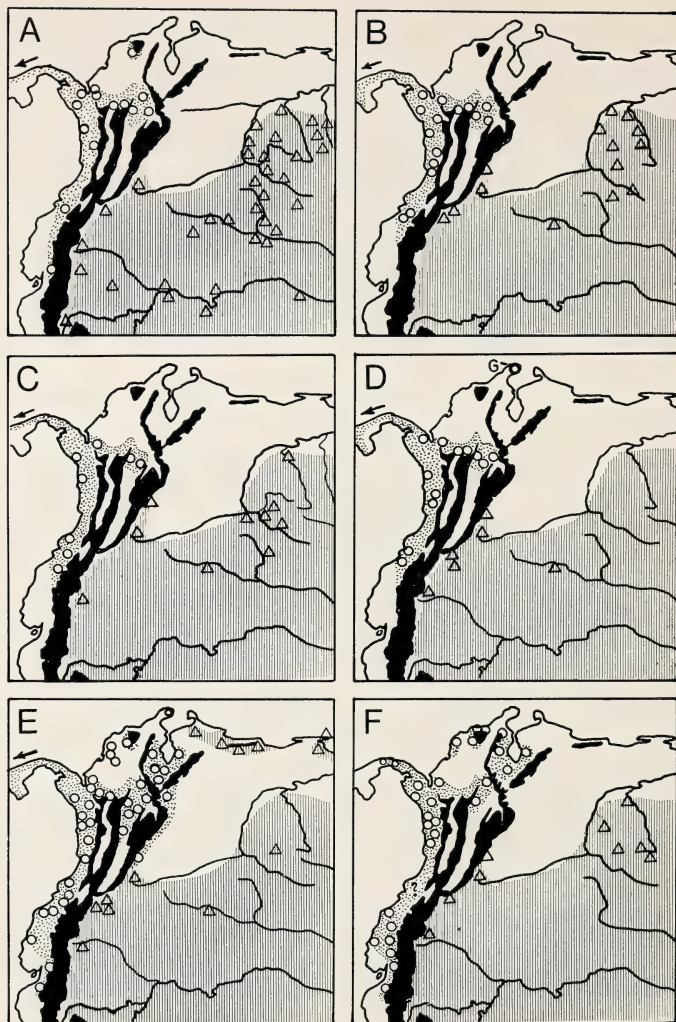


Fig. 13: Distribution of selected trans-Andean forest birds and their Amazonian representatives. Note separation of allies by northern Andes, except in E.

Explanation: Andes mountains above 1000 m elevation are in black. Arrow indicates that range extends into northern Middle America. The Pacific representative (locality records shown as open circles, range stippled) is listed first, its Amazonian ally second (selected locality records shown as open triangles, range shaded): **A** Woodpeckers *Celeus loricatus* — *C. grammicus*. **B** Mourners *Rhytipterna holerythra* — *R. simplex*. **C** Mourners *Laniocera rufescens* — *L. hypopyrrha*. **D** Pihas *Lipaugus unirufus* — *L. vociferans*. **E** Becards *Pachyramphus cinnamomeus* — *P. castaneus*. **F** Becards *Pachyramphus homochrous* — *P. minor*; in this group, *P. aglaiae* is the representative in northern Middle America.

Table 4: Some trans-Andean isolates of the forest fauna at or near the species level of differentiation, with their cis-Andean representatives. Modified from Haffer (1974 b). See also Figures 12 and 13.

Family	Trans-Andean Elements	Cis-Andean Elements
Tinamous	<i>Crypturellus berlepschi</i> *)	<i>C. cinereus</i>
Hawks	<i>Leucopternis semiplumbea</i> <i>Leucopternis plumbea</i> *)	<i>L. melanops</i> + <i>L. kuhli</i> <i>L. schistacea</i>
Falcons	<i>Micrastur plumbeus</i>	<i>M. gilvicolis</i>
Rails	<i>Laterallus albigularis</i> *)	<i>L. melanophaius</i>
Parrots	<i>Pionopsitta pulchra</i> + <i>P. haematotis</i>	<i>P. barrabandi</i> + <i>P. caica</i> + <i>P. vulturina</i> (Haffer 1970 a)
Hummingbirds	<i>Heliothrix barroti</i> *) <i>Threnetes ruckeri</i>	<i>H. aurita</i> <i>T. leucurus</i>
Puffbirds	<i>Bucco noanamae</i> <i>Nystalus radiatus</i> <i>Malacoptila panamensis</i>	<i>B. tamatia</i> <i>N. chacuru</i> <i>M. fusca</i>
Woodpeckers	<i>Celeus loricatus</i>	<i>C. grammicus</i> + <i>C. undatus</i>
Furnariidae	<i>Xenerpestes minlosi</i>	<i>X. singularis</i>
Antbirds	<i>Hylophylax naevioides</i> <i>Myrmotherula fulviventris</i> <i>Myrmornis stictoptera</i> *)	<i>H. naevia</i> <i>M. leucophthalma</i> <i>M. torquata</i>
Cotingas	<i>Cotinga nattereri</i> + <i>C. ridgwayi</i> + <i>C. amabilis</i> <i>Lipaugus unirufus</i> <i>Pachyramphus cinnamomeus</i> <i>Pachyramphus homochrous</i>	<i>C. maynana</i> + <i>C. cotinga</i> + <i>C. maculata</i> <i>L. vociferans</i> <i>P. castaneus</i> <i>P. minor</i>
Flycatchers	<i>Rhytipterna holerythra</i> <i>Laniocera rufescens</i> <i>Myiobius sulphureipygius</i> *) <i>Myiornis atricapillus</i> *)	<i>R. simplex</i> <i>L. hypopyrrha</i> <i>M. barbatus</i> <i>M. ecaudatus</i>
Wrens	<i>Cyphorhinus phaeocephalus</i> *)	<i>C. arada</i>
Gnatcatchers	<i>Polioptila schistaceigula</i>	<i>P. guianensis</i>
Oropendolas	<i>Psarocolius montezuma</i> + <i>P. cassini</i> + <i>P. guatimozinus</i>	<i>P. bifasciatus</i> (incl. <i>yuracares</i>)
Warblers	<i>Basileuterus fulvicauda</i> *)	<i>B. rivularis</i>
Tanagers	<i>Mitrospingus cassinii</i> <i>Tangara larvata</i> *)	<i>M. oleagineus</i> <i>T. nigrocincta</i>

) Trans-Andean forms marked with an asterisk () are variously treated by authors as subspecies of the cis-Andean population or as separate species.

Table 5: Trans-Andean isolates of the forest fauna at the genus level of differentiation, with their presumed cis-Andean representatives. The ranges of several examples are shown in Figures 21 and 22.

Family	Trans-Andean Genera	Cis-Andean Allies ¹⁾
Quails	<i>Rhynchortyx cinctus</i> (m) ²⁾	—
Hummingbirds	<i>Androdon aequatorialis</i> (m)	?
	<i>Damophila julie</i> (m)	?
	<i>Microchera albocoronata</i> (m)	?
Motmots	<i>Hylomanes momotula</i> (m)	—
Antbirds	<i>Sipia berlepschi</i> and <i>S. rosenbergi</i>	<i>Cercomacra</i> sp.
	<i>Clytactantes alixi</i> (m)	?
	<i>Xenornis setifrons</i> (m)	<i>Pygiptila</i> sp.
	<i>Gymnocichla nudiceps</i> (m)	?
	<i>Phaenostictus mcleannani</i> (m)	<i>Phlegopsis</i> sp.
	<i>Pittasoma michleri</i> and <i>P. rufopileatum</i>	?
Cotingas	<i>Carpodectes nitidus</i> , <i>C. antoniae</i> , and <i>C. hopkei</i>	<i>Xipholena</i> sp.
Manakins	<i>Alcototopus deliciosus</i> (m)	<i>Machaeropterus</i> sp.
	<i>Sapayoa aenigma</i> (m)	?
Flycatchers	<i>Oncostoma cinereigulare</i> and <i>O. olivaceum</i>	?
	<i>Aphanotriccus capitalis</i> and <i>A. audax</i> ³⁾	?
Wrens	<i>Uropsila leucogastra</i> (m)	—
Icterids	<i>Zarhynchus wagleri</i> (m)	<i>Ocyalus latirostris</i>
Tanagers	<i>Phlogothraupis sanguinea</i> (m)	—
	<i>Erythrothlypis salmoni</i> (m)	<i>Thlypopsis</i> sp.
	<i>Heterospingus rubrifrons</i> and <i>H. xanthopygius</i>	<i>Tachyphonus</i> sp.
	<i>Bangsia arcae</i> , <i>B. rothschildi</i> (three additional species in montane forest of western Colombia)	? <i>Wetmorethraupis sterrhopteron</i>

1) A dash indicates that the trans-Andean ancestor probably never reached the Amazonian region. A question mark indicates that the cis-Andean representative is unknown or possibly extinct.

2) m — monotypic.

3) *A. audax* is often separated generically from *Aphanotriccus* as the monotypic genus *Praedo*.

faunal resemblance factor (FRF) I used the method proposed by Duellman (1966: 710):

$$\text{FRF} = \frac{2\ C}{N_1 + N_2}$$

Where N_1 and N_2 are the numbers of species (here trans-Andean species) in any two given faunas, and C is the number of trans-Andean species common to both faunas. The actual number of trans-Andean species in any given fauna, the number of trans-Andean species in common between any two faunas, and the faunal resemblance factor for each faunal comparison are tabulated (Table 6). Because of the continuity of the lowland forests from northwestern Colombia along the Caribbean slope of Middle America north to Mexico, no distinct faunal breaks occur. This impression would be strengthened if we included in our tabulation the Amazonian species which represent over half of the trans-Andean forest avifauna and decrease in numbers northward (Fig. 10). Changes in species composition of the forest fauna are gradual along the Middle American isthmus. For example, of the 104 trans-Andean species occurring in Western Panamá, 93 species inhabit Caribbean Costa Rica and 76 species are found in Caribbean Nicaragua. We notice in Table 6 also that 24 species of a total 112 trans-Andean

Table 6: Comparison of avifaunal assemblages in humid tropical lowlands west of the Andes, exclusive of Amazonian species. Distributional analysis of 195 endemic trans-Andean species.

Faunal Resemblance Factor	Trans-Andean Species in Common								
	Southwestern Mexico	Caribbean Honduras	Caribbean Nicaragua	Caribbean Costa Rica	Western Panamá	Central Panamá	Eastern Panamá	Chocó lowlands	Cauca-Magdalena region
Southwestern Mexico	69	59	57	54	46	34	29	24	19
Caribbean Honduras	.82	84	79	73	63	48	43	39	32
Caribbean Nicaragua	.75	.89	93	87	76	57	53	48	42
Caribbean Costa Rica	.66	.78	.88	104	93	65	63	58	46
Western Panamá	.56	.67	.77	.89	104	68	67	62	51
Central Panamá	.46	.56	.63	.68	.71	87	81	69	64
Eastern Panamá	.36	.47	.55	.62	.66	.87	100	79	74
Chocó lowlands	.28	.40	.47	.54	.57	.69	.75	112	66
Cauca-Magdalena region	.26	.38	.47	.48	.54	.74	.80	.66	86

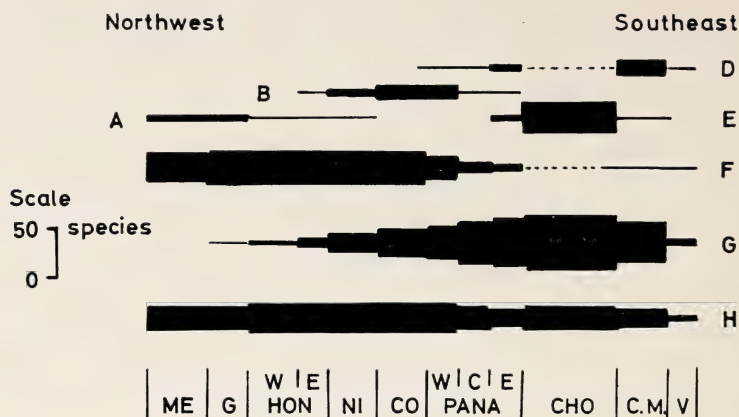


Fig. 14: Distributional analysis of the 195 exclusively trans-Andean lowland forest bird species. Species groups are labelled following Table 2 (see text for species lists).

Explanation: ME — Mexico. G — Guatemala. HON — Honduras (western, eastern). NI — Nicaragua. CO — Caribbean Costa Rica. PANA — Panamá (western, central, eastern). CHO — Chocó region. C. M. — Cauca-Magdalena region. V — north-western Venezuela. Stippled line indicates that species group is not represented.

species in the Chocó region range north into southwestern Mexico¹). Since a total of 60 trans-Andean species occur in southwestern Mexico, the balance of 36 species indicate the existence of a strong Middle American element which, however, cannot be studied with the method of faunal analysis under discussion. The same probably applies to the herpetofaunas of the Middle American lowland forests as tabulated by Duellman (1966: 712). For example, of the total of 125 species recorded from Central Panamá only 38 species occur in southwestern Mexico. Here the total fauna comprises 93 species thus indicating the existence in Mexico of 55 Middle American species which are unknown in Panamá and replaced by southern Middle American or South American representatives. Centers of endemism in the trans-Andean humid tropical lowlands are not conspicuous in the avifauna or the herpetofauna. However, such centers do exist and are of importance for an understanding of the differentiation of the trans-Andean lowland forest faunas.

We observe local concentrations of endemic trans-Andean bird species in the forests of Pacific Colombia (112 species, 45 % of the local forest

¹) Table 6 further illustrates the close relationships of the Nechí fauna (Cauca-Magdalena fauna) with the fauna of eastern and central Panamá which have more trans-Andean species in common and, therefore, a higher faunal resemblance factor (0.80 and 0.74, respectively) than the Chocó fauna and the Nechí fauna (FRF=0.66).

fauna) and of Caribbean Costa Rica (104 species, 44 % of the local forest fauna); see Fig. 10. Analysing the distribution of those 195 bird species that are restricted to the humid trans-Andean lowlands, we distinguish on the basis of their geographic distribution several distinct groups (Fig. 14 and Table 2; the species of Groups A, B, C, D, and E are listed and discussed on p. 51 ff.):

- A. Species of Caribbean northern Middle America: 7 species (Fig. 15).
- B. Species of Caribbean southern Middle America: 14 species (Fig. 15).
- C. Species of Pacific southern Middle America: 12 species (Fig. 15).
- D. Species of the Cauca-Magdalena region, northern Colombia: 14 species (Fig. 16).

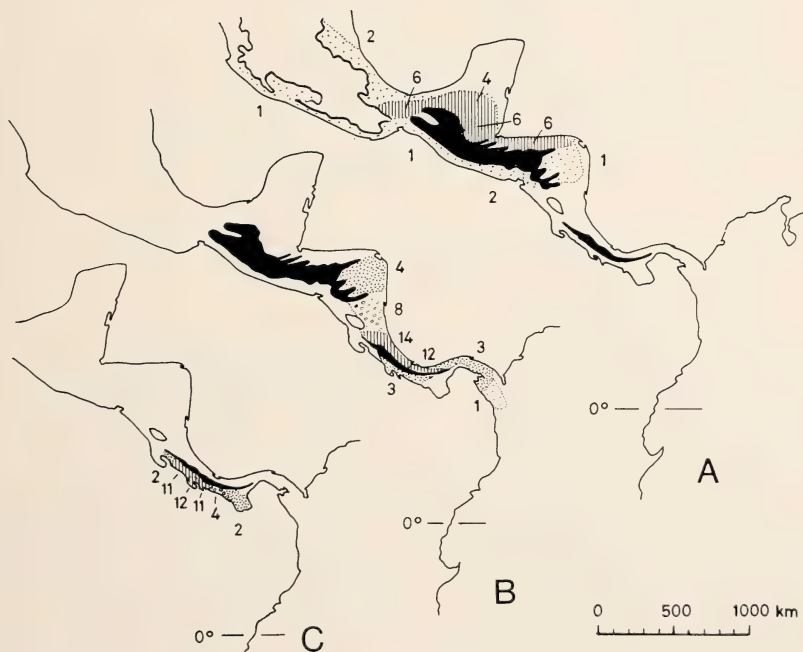


Fig. 15: Distribution centers (*core areas*) of the Middle American lowland forest avifauna. **A** Caribbean northern Middle American center. **B** Caribbean Costa Rica center. **C** Pacific Costa Rica center.

Explanation: Superimposed ranges of 7 endemic species in A; of 14 endemic species in B; and of 12 endemic species in C (Groups A, B, and C of Table 2, respectively). Numbers indicate totals of species recorded. See text for species lists and for further details. Mountains above 1000 m elevation are in black.

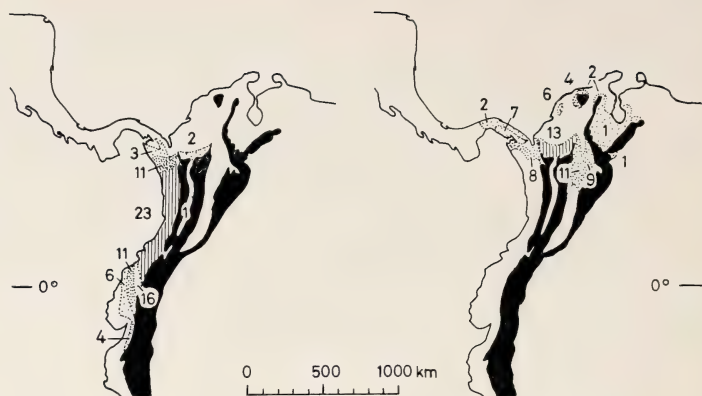


Fig. 16: Distribution centers (*core areas*) of the northwestern Colombian lowland forest avifauna. Left — Pacific Colombian (Chocó) center. Right — Cauca-Magdalena (Nechi) center.

Explanation: Superimposed ranges of 32 endemic species (left) and of 14 endemic species (right); Groups E and D of Table 2, respectively. Numbers indicate totals of species recorded. See text for species lists and for further details. Andes mountains above 1000 m elevation are in black. Note: Number 2 in northern Colombia of left map should read 3.

E. Species of Pacific Colombia, Chocó region: 32 species (Fig. 16).

F. Middle American species: 35 species (Fig. 17):

Crypturellus boucardi (M, C)¹⁾
Columba nigrirostris (M, P)
Pionopsitta haematotis (M, Col)
Aratinga astec (M, P)
Pionus senilis (M, P)
Chlorostilbon canivetii (M, C)
Hylocharis eliciae (M, P)
Amazilia candida (M, C)
Hylomanes momotula (M, Col)
Electron carinatum (M, C)
Ramphastos sulfuratus (M, V)

Piculus simplex (H, P)
Celeus castaneus (M, P)
Phloeoeastes guatemalensis (M, P)
Dendrocincla anabatina (M, P)
Xiphorhynchus flavigaster (M, C)
Gymnocichla nudiceps (G, Col)
Cotinga amabilis (M, C)
Carpodectes nitidus * (H, P)²⁾
Pachyramphus aglaiae * (US, C)
Piprites griseiceps (G, C)
Manacus candei (M, C)

¹⁾ The range of each species in this and the following lists is indicated by giving the northernmost and southernmost area inhabited. Abbreviations are as follows: M Mexico, G Guatemala, H Honduras, N Nicaragua, C Costa Rica, P Panamá, Col Colombia, V Venezuela, E northwestern Ecuador, Pe northwestern Peru.

²⁾ Species in this and the following lists marked with an asterisk (*) are treated by some authors as conspecific with an allopatric ally restricted to other portions of the trans-Andean lowlands.

<i>Oncostoma cinereigulare</i> * (M, P)	<i>Euphonia gouldi</i> (M, P)
<i>Ornithion semiflavum</i> * (M, C)	<i>Ramphocelus passerinii</i> (M, P)
<i>Smaragdolanus pulchellus</i> (M, V)	<i>Phlogothraupis sanguinolenta</i> (M, P)
<i>Hylophilus decurtatus</i> (M, P)	<i>Habia fuscicauda</i> (M, Col)
<i>Psarocolius montezuma</i> (M, P)	<i>Saltator atriceps</i> (M, P)
<i>Cyanerpes lucidus</i> (M, Col)	<i>Caryothraustes poliogaster</i> (M, P)
<i>Euphonia lauta</i> (M, P)	

These 35 species are widely distributed along the humid Caribbean lowlands of Middle America from southeastern Mexico usually to the Almirante region of western Panamá (Fig. 17). Fourteen species also occupied the Pacific forests of southwestern Costa Rica. Nine and four species reached eastern Panamá and the Urabá region, respectively. One species, viz. *Hylomanes momotula*, entered the northern Chocó region and three birds recur in the Serranía de San Jacinto of northern Colombia near the Caribbean coast, viz. *Gymnocichla nudiceps*, *Habia fuscicauda*, and *Ramphastos sulfuratus*. The latter toucan's eastward advance was checked in the forest west of Lake Maracaibo, where it came in contact with its competitor *R. vitellinus*. *Gymnocichla nudiceps* also occurs along the humid northern base of the Serranía de Macuira on the arid outer Guajira Peninsula and is the only species of this Middle American group found in the humid middle Magdalena Valley of central Colombia.

G. Species of western Colombia and southern Middle America: 54 species (Fig. 18):

<i>Leucopternis plumbea</i> † (P, Pe) ³⁾	<i>Nystalus radiatus</i> (P, E)
<i>Leucopternis semiplumbea</i> (H, E)	<i>Capito maculicoronatus</i> (P, Col)
<i>Odontophorus erythrops</i> (H, E)	<i>Selenidera spectabilis</i> (H, E)
<i>Rhynchortyx cinctus</i> (H, E)	<i>Celeus loricatus</i> (N, E)
<i>Geotrygon veraguensis</i> (C, E)	<i>Xiphorhynchus lachrymosus</i> (N, E)
<i>Ara ambigua</i> (H, E)	<i>Xenerpestes minlosi</i> (P, Col)
<i>Touit dilectissima</i> (P, V)	<i>Dysithamnus puncticeps</i> (P, E)
<i>Popelairia conversii</i> (C, E)	<i>Myrmotherula fulviventris</i> (H, E)
<i>Glaucis aenea</i> (N, E; except central Panamá to northern Chocó)	<i>Myrmeciza exsul</i> (N, E)
<i>Amazilia amabilis</i> (N, E)	<i>Myrmeciza laemosticta</i> (C, V, E)
<i>Damophila julie</i> (P, E)	<i>Hylophylax naevioides</i> (H, E)
<i>Threnetes ruckeri</i> (G, E)	<i>Phaenostictus mcleannani</i> (H, E)
<i>Chalybura urochrysis</i> (N, E)	<i>Myrmornis stictoptera</i> † (N, Col)
<i>Notharchus pectoralis</i> (P, E)	<i>Formicarius nigricapillus</i> (C, E; except central Panamá to Urabá)

³⁾ Species of this and the following lists marked with a dagger (†) are treated by some authors as conspecific with a cis-Andean ally.

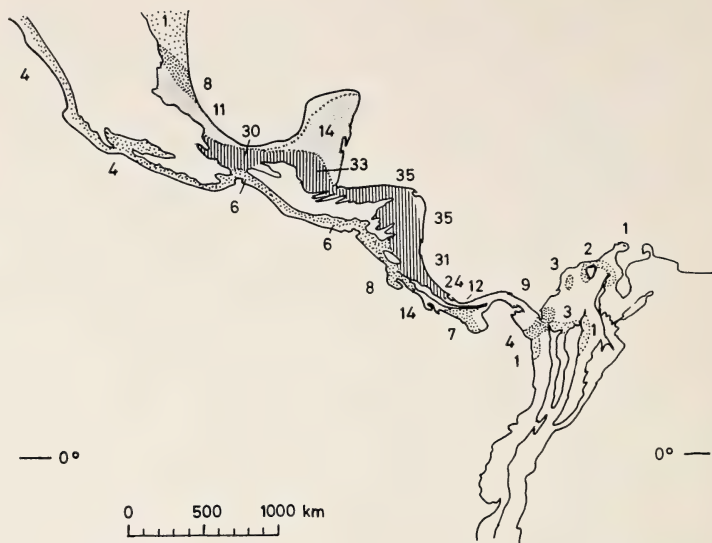


Fig. 17: Distribution of Middle American lowland forest birds.

Explanation: Superimposed ranges of 35 Middle American species (Group F of Table 2); numbers indicate totals of species recorded. See text for species list.
Black line delimits mountains above 1000 m elevation.

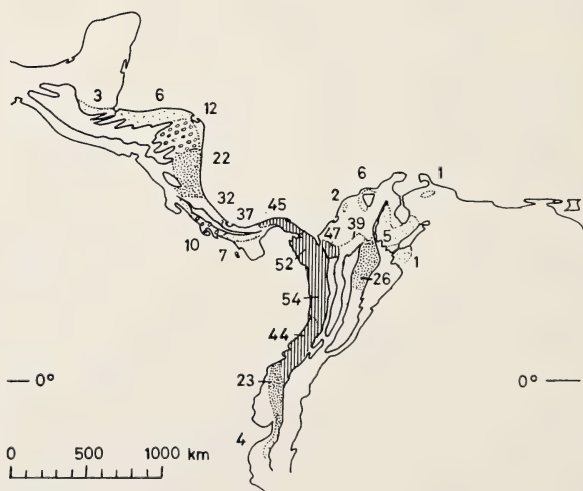


Fig. 18: Distribution of lowland forest birds of western Colombia — southern Central America.

Explanation: Superimposed ranges of 54 species (Group G of Table 2). Numbers indicate totals of species recorded. See text for species list. Black line delimits mountains above 1000 m elevation.

<i>Hylopezus perspicillatus</i> (N, E)	<i>Thryothorus nigricapillus</i> (N, E)
<i>Cotinga nattererii</i> (P, V, E)	<i>Thryothorus leucopogon</i> * (P, E)
<i>Laniocera rufescens</i> (G, E)	<i>Polioptila schistaceigula</i> (P, E)
<i>Pachyramphus homochrous</i> *	<i>Cyanocorax affinis</i> (C, Col)
(P, V, Pe)	<i>Hylophilus minor</i> (P, E)
<i>Manacus vitellinus</i> (P, Col)	<i>Dacnis venusta</i> (C, E)
<i>Sapayoa aenigma</i> (P, E)	<i>Tangara inornata</i> (C, Col)
<i>Ornithion brunneicapillum</i> * (C, E)	<i>Tangara lavinia</i> (G, E)
<i>Myiornis atricapillus</i> † (C, E)	<i>Tangara florida</i> (C, Col)
<i>Cyphorhinus phaeocephalus</i> †	<i>Tachyphonus delattarii</i> (N, E)
(H, E)	<i>Chlorothraupis olivacea</i> (P, E)
<i>Campylorhynchus albobrunneus</i>	<i>Ramphocelus icteronotus</i> (P, E)
(P, Col)	<i>Ramphocelus dimidiatus</i> (P, V)
<i>Thryothorus fasciatoventris</i>	<i>Heterospingus xanthopygius</i> (P, E)
(C, Col)	<i>Mitrospingus cassini</i> (C, E)

Because of the continuity of the forests, these 54 species extended their ranges from Pacific Colombia for varying distances into the Cauca-Magdalena region and into Middle America, thus occupying the combined distribution areas of species groups B, D, and E.

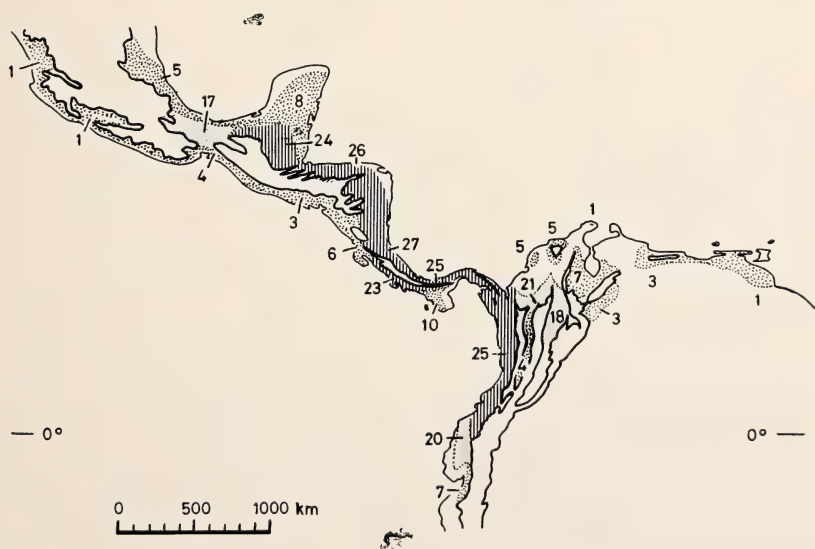


Fig. 19: Distribution of wide ranging trans-Andean lowland forest birds.

Explanation: Superimposed ranges of 27 trans-Andean species (Group H of Table 2). Numbers indicate totals of species recorded. See text for species list.
Black line delimits mountains above 1000 m elevation.

H. Wide ranging trans-Andean forest birds: 27 species (Fig. 19):

<i>Penelope purpurascens</i> (M, V, E)	<i>Rhytipterna holerythra</i> (M, E)
<i>Crax rubra</i> (M, E)	<i>Lipaugus unirufus</i> (M, E)
<i>Ciccaba nigrolineata</i> † (M, V, Pe)	<i>Gymnopathys bicolor</i> † (H, E)
<i>Leptotila plumbeiceps</i> (M, Col; except central Panamá to Urabá)	<i>Pipra mentalis</i> (M, E; except eastern Panamá to Urabá)
<i>Leptotila cassinii</i> (M, Col)	<i>Rhynchocyclus brevirostris</i> (M, E; except lowlands eastern Panamá to Urabá region)
<i>Heliathryx barroti</i> † (M, E)	<i>Myiobius sulphureipygius</i> † (M, E)
<i>Amazilia tzacatl</i> (M, V, E)	<i>Campylorhynchus zonatus</i> (M, E; except central Panamá and Pacific Colombia)
<i>Trogon massena</i> (M, E)	<i>Geothlypis semiflava</i> (M, E; except Panamá to Urabá region)
<i>Malacoptila panamensis</i> (M, E)	<i>Tangara larvata</i> † (M, E)
<i>Pteroglossus torquatus</i> (M, V)	<i>Zarhynchus wagleri</i> (M, E)
<i>Melanerpes pucherani</i> (M, E)	<i>Amaurospiza concolor</i> (M, E)
<i>Xiphorhynchus erythropygius</i> (M, E)	
<i>Dendrocincla homochroa</i> (M, V)	
<i>Synallaxis brachyura</i> (H, E) ¹⁾	
<i>Sclerurus guatemalensis</i> (M, E)	
<i>Pachyramphus cinnamomeus</i> (M, V, E)	

These 27 species occupy most of the trans-Andean forests from western Colombia or northwestern Ecuador north to Guatemala – southeastern Mexico (Fig. 19). Only 18 of them inhabit the humid middle Magdalena Valley and seven species reached the Maracaibo basin of northwestern Venezuela. The occurrence of *Lipaugus unirufus* on the outer Guajira Peninsula needs confirmation. The widespread trans-Andean guan *Penelope purpurascens* advanced east to the mouth of the Orinoco River. The forests of northern and northwestern Venezuela represent zoogeographically a wide transition zone between the trans-Andean and the cis-Andean faunal regions.

Most of the trans-Andean species (groups F, G, H; 116 species or 60 % of the total of 195 species; Fig. 14) are widely distributed testifying to the ecological uniformity of the forests in the lowlands west of the Andes. The species of group F probably originated somewhere in Middle America (Guatemala or Costa Rica region). Conversely, most or all species of group G probably spread from western Colombia northward. The wide distribution of group H prevents any interpretation as to their possible area of origin in the trans-Andean lowland region. On the other hand, the species comprising groups A, B, C, D, and E are very restricted geographically and characterize conspicuous distribution centers (*core areas*), which may represent the differentiation and dispersal centers for the entire trans-Andean lowland forest avifauna. These centers are discussed in detail in the following section.

¹⁾ *Synallaxis brachyura jaraquana* of southern Goiás, east-central Brasil, may represent a distinct species (De Schauensee 1966: 246).

8.1.3. *Distribution centers*: In a comparative study of the distribution areas of animal species inhabiting a given region, geographically-ecologically related species are recognized. By superimposing outline maps of the breeding ranges of these species, centers of distribution or core areas, which all or most member species inhabit, become apparent. Several authors working on the Palearctic region (Hultén, Reinig, Stegmann, de Lattin), North America (Miller, Udvardy, Mengel), and Africa (Winterbottom) analysed distribution centers and used them in their interpretations, as summarized by Udvardy (1969: 283 ff.).

Haffer (1967 a, 1969, 1974) and Müller (1973) applied this method to the zoogeographic study of the neotropical fauna. In an effort to interpret the history of core areas, Haffer (l. c.) also analysed the population structure of a number of species and superspecies and mapped the location of clusters of secondary contact zones of parapatric ¹⁾ species and of hybridizing subspecies. These clusters of contact zones fall between centers of distribution thus indicating that the core areas have acted as centers of differentiation and dispersal in the past. In conjunction with the results of palynological and geomorphological studies, Haffer (l. c.) and Müller (l. c.) interpreted neotropical core areas as faunal and floral refugia during adverse climatic periods in the past and as dispersal centers, from which range expansion took place during following favorable climatic-vegetational phases. I emphasized previously the zoogeographic importance of secondary contact zones and of earth science studies to reveal the historical nature of distribution centers.

I recommend designating as *distribution centers or core areas (nuclear areas)* the geographically restricted centers of the superimposed ranges of all or most species of a given region ²⁾, labelling several geographically-historically related centers as a group of distribution centers. I avoid the use of the category "subcenter" (de Lattin, Müller) if the analysis permits the interpretation that such "subcenters" have functioned as independent refugia or dispersal centers in the past. For example, Müller

¹⁾ *Parapatric* species occur in non-overlapping geographical contact, with no or only very limited interbreeding. I use "parapatric" mostly for species which exclude each other geographically in ecologically uniform environments. Species that meet along sharp ecological breaks, such as forest/savanna, remain outside our discussion, although they also qualify as parapatric. *Allopatric* populations also occupy mutually exclusive areas but are not in geographical contact. Therefore, the decision whether allopatric populations are still subspecies or have reached the level of species differentiation, in many cases will be highly subjective.

²⁾ Therefore, core areas will be determined mainly by more or less coincident ranges of localized species. It is often difficult to explain why these species have remained geographically restricted in distribution despite the continuity of the environment far beyond the range of these species. Unrecognized competitors may form ecological barriers, particular feeding trees may be similarly restricted in distribution, etc.

(1973: 83, 179) designated the vast area of upper Amazonia as the "Amazon centre" with two subcenters (Napo and Ucayali). In this case a conspicuous cluster of secondary contact zones of forest birds between the above "subcenters" indicates that the Napo refuge and the group of eastern Peruvian refugia (Haffer 1969, 1974) probably acted as separate centers of differentiation and dispersal. To indicate the varying importance of dispersal centers in the history of Amazonia, I distinguished between large "*primary refugia*" of general significance and "*secondary refugia*" of smaller size and of less significance for faunal differentiation (Haffer 1970: 288).

I purposely exclude from zoogeographic analyses the "subspecies" category unless the nature of a given "subspecies" is known. This is in contrast to many authors, notably Müller (1973) on the Neotropical Region. "Subspecies" formally recognized by taxonomists are artificially delimited populations and are not units of evolution (Mayr 1959, 1963). An arbitrarily defined "subspecies" may constitute either part or all of a geographical isolate, it may be a stage in a clinal population continuum or in two or more clinal continua, or it may represent a hybrid population, or part of it, along a secondary contact. Such subspecies are all identical from a nomenclatural standpoint and are often delimited and defined following widely varying arbitrary standards. Unless the nature of "subspecies" of wide ranging bird species is discussed and specified in detail, subspecies should not be used indiscriminately in zoogeographic studies. Only those "subspecies" which are shown to have originated in geographic isolation could be used to interpret a given core area as a center of differentiation and dispersal. The subspecies as such is not a useful category in the analysis of the history of a given fauna or taxon. The following somewhat exaggerated statement underscores this position even more strongly "... many avian systematists are now convinced that the subspecies category is unsatisfactory, if not worthless . . ." (Selander 1971: 75).

Savage (1966, Fig. 1) subdivided the Middle American lowland forest herpetofauna ("Eastern Lowland Herpetofauna") into the Veracruzian, Caribbean, Isthmian, Golfo Dulcean, and Chocoan faunas. He stated (1966: 755) "Each of these units is represented today by a center of species differentiation that reflects a common distributional history". Savage (l. c.) did not, however, support this statement by an analysis of the various species characterizing the forest herpetofaunas and a discussion of their ranges. As far as the trans-Andean lowland forest avifauna is concerned, I did not recognize a center of species differentiation in Honduras-Nicaragua ("Caribbean herpetofauna" of Savage), which area represents an extensive avifaunal "suture zone", as discussed in detail below.

Caribbean Northern Middle American Center

Seven species characterize the avifauna of the Caribbean forests of southeastern Mexico-Guatemala-Honduras, as follow (Group A of Fig. 14):

Campylorhynchus curvipennis
(M, H)
Amazilia luciae (H)
Synallaxis erythrothorax (M, H)

Uropsila leucogastra (M, H)
Thraupis abbas (M, N)
Lanio aurantius (M, H)
Arremonops chloronotus (M, H)

The superimposed breeding ranges of these species are shown in Fig. 15 A. Seven species are found in Honduras (one exclusively) but not more than six are sympatric in the forests of southeastern Mexico, Guatemala and Honduras; one species reached Nicaragua. Three species, viz. *Synallaxis erythrothorax*, *Uropsila leucogastra*, and *Thraupis abbas*, also occupied portions of the Pacific lowlands, where sufficient vegetation cover permits their existence. Most of the 150 (southeastern Mexico) to 190 (northeastern Honduras) members of the forest avifauna of Caribbean northern Middle America are widely distributed and their ranges include other core areas in southern Middle America as well (Table 2). 24 Middle American species of Group F characterize a Middle American species group ranging from Mexico south to western Panamá (Fig. 17).

The Caribbean Northern Middle American center (Caribbean Guatemala Center) was discussed by Haffer (1974: 65) and corresponds to the "Central American rain-forest centre" of Müller (1973: 10). Of the species listed by Müller as characterizing this distribution center, we cite *Dasyprocta mexicana*, *Heliconius hortense*, and *Liomys heterothrix*. Other species he mentioned are widely distributed, hence cannot be assigned to any of the Middle American core areas without more detailed studies. Müller's analysis of the avifauna of northern Middle America probably needs revision in the light of the data presented above. The latter author claimed without further discussion that there are 59 species and 111 subspecies (faunal elements) that are still restricted to the Central American rainforest center. However, he did not give any details as to the names, distribution or population structure of these birds.

Caribbean Costa Rica center

The following fourteen species characterize as faunal elements the heavy forests along the lower Caribbean slope and the lowlands along the base of the mountains of Costa Rica — western Panamá (Group B of Fig. 14; Fig. 15 B):

Aratinga finschi (N, P)
Touit costaricensis (C, P)
Microchera albocoronata (H, P)
Trogon clathratus (C, P)
Dysithamnus striaticeps (H, C)
Pittasoma michleri (C, Col)
Procnias tricarunculata (H, P)

Aphanotriccus capitalis (N, C)
Thryothorus thoracicus (N, P)
Thryothorus atrogularis (N, P)
Euphonia anneae (C, P)
Bangsia arcaei (C, P)
Lanio leucothorax (H, P)
Heterospingus rubrifrons (C, P)

Some of these species extended their ranges northward into Nicaragua and, in four cases, even reach the Olancho forests of easternmost Honduras (Fig. 15 B). Only one species, viz. *Pittasoma michleri*, entered northwestern Colombia. Since the forests of Caribbean Costa Rica extend uninterrupted into Nicaragua and throughout Panamá, as well as beyond, the reasons why the species listed above have such restricted ranges remain obscure. "Obvious barrier-zones" in southern Nicaragua and in central Panamá, invoked without further discussion by Müller (1973: 23), do not seem to exist. Some of the species like *Trogon clathratus* and *Bangsia arcae* are adapted to the forests of broken hill country and may not range into Nicaragua and central Panamá because there the hills grade into more level lowlands. Other species, e. g. *Dysithamnus striaticeps*, *Pittasoma michleri*, *Euphonia anneae*, and *Heterospingus rubrifrons* probably are halted along their southern range limits by competition with their parapatric representatives *D. puncticeps*, *P. rufopileatum*, *E. xanthogaster* and *H. xanthopygius*, respectively, as discussed more fully below.

Pacific Costa Rica center

Twelve species represent faunal elements of this core area, their ranges being confined to southwestern Costa Rica around Golfo Dulce and adjacent parts of western Panamá (Group C of Fig. 14; Fig. 15 C):

<i>Amazilia boucardi</i> (C, mangove)	<i>Carpodectes antoniae</i> * (C, P)
<i>Trogon bairdii</i> * (C, P)	<i>Manacus aurantius</i> (C, P)
<i>Pteroglossus frantzii</i> * (C, P)	<i>Thryothorus semibadius</i> * (C, P)
<i>Melanerpes chrysauchen</i> * (C, P)	<i>Euphonia imitans</i> (C, P)
<i>Thamnophilus bridgesi</i> (C, P)	<i>Habia atrimaxillaris</i> (C)
<i>Cotinga ridgwayi</i> * (C, P)	<i>Lanio melanopygius</i> * (C, P)

The absence of humid forests along the Pacific slope beyond southwestern Costa Rica and western Panamá prevents further range extension of these forms. Those marked with an asterisk in the above list may not yet have reached the level of species differentiation, possibly still representing geographically isolated "subspecies" of wide ranging species of the forests along the Caribbean slope of Middle America.

Other names of the Pacific Costa Rica center are Chiriquí center (Haffer 1967 a, Müller 1973) or Dulce center (Haffer 1974). Müller (l. c.) considered the core areas along the Caribbean and Pacific slopes of the Costa Rican mountains as "subcentres" of one "Costa Rica centre". Since both core areas are well separated from each other by the central mountain range and are each characterized by several very distinct birds, I designate both as distribution centers, even though they are located close together geographically. The separation apparently is less obvious in the case of amphibia, 35 species of which characterize the combined Caribbean and Pacific Costa Rica centers according to Müller (1973).

Nechí center

The ranges of 14 bird species define a distribution center along the forested northern base of the Western and Central Andes of Colombia (Group D of Fig. 14; Figures 16 and 20):

<i>Crypturellus columbianus</i> (Col)	<i>Thamnophilus nigriceps</i> (P, Col)
<i>Crax alberti</i> (Col)	<i>Clytoctantes alixi</i> (Col, V)
<i>Pionopsitta pyrilia</i> (P, V)	<i>Aphanotriccus audax</i> (P, Col)
<i>Brachygalba salmoni</i> (P, Col)	<i>Oncostoma olivaceum</i> * (P, Col)
<i>Nonnula frontalis</i> (P, Col)	<i>Psarocolius guatimozinus</i> (P, Col)
<i>Capito hypoleucus</i> (Col)	<i>Dacnis viguieri</i> (P, Col)
<i>Melanerpes pulcher</i> (Col)	<i>Habia gutturalis</i> (Col)

Extensive deforestation in the northern Colombian lowlands reduced the range of most of these species considerably during the last one hundred years. Six species, viz. *Crypturellus columbianus*, *Crax alberti*, *Nonnula frontalis*, *Brachygalba salmoni*, *Thamnophilus nigriceps*, and *Aphanotriccus audax*, still inhabit the transitional forests in the isolated Serranía de San Jacinto near the Caribbean coast. Four reached the forests along the western base of the Sierra Nevada de Santa Marta, east of the mouth of the Río Magdalena. Two species, *Pionopsitta pyrilia* and *Clytoctantes alixi*, reached the Maracaibo basin of northwestern Venezuela. No species is endemic to the Santa Marta forests (*Crax "annulata"* cited by Müller, 1973: 30, is a color phase of *C. alberti*; cf. Vaurie 1967); the nature of the "subspecies" restricted to this area remains unstudied. In many cases the subspecies of the Santa Marta lowland forests may merely represent stages in clinally varying populations and thus be without historical significance.

Colombian Pacific center

32 species characterize the zoogeographically distinctive Chocó fauna of western Colombia (Group E of Fig. 14; also Figures 16 and 21—22):

<i>Crypturellus berlepschi</i> † (Col, E)	<i>Amazilia rosenbergi</i> (Col, E)
<i>Crypturellus kerriae</i> (P, Col)	<i>Trogon comptus</i> (Col, E)
<i>Micrastur plumbeus</i> † (Col, E)	<i>Bucco noanamae</i> (Col)
<i>Aramides wolffii</i> (Col, E)	<i>Capito squamatus</i> (Col, E)
<i>Penelope ortonii</i> (Col, E)	<i>Capito quinticolor</i> (Col)
<i>Columba goodsoni</i> (Col, E)	<i>Ramphastos brevis</i> (Col, E)
<i>Leptotila pallida</i> (Col, E)	<i>Xenornis setifrons</i> (P, Col)
<i>Pionopsitta pulchra</i> * (Col, E)	<i>Sipia berlepschi</i> (Col, E)
<i>Neomorphus radiolosus</i> (Col, E)	<i>Sipia rosenbergi</i> (Col, E)
<i>Andromon aequatorialis</i> (P, E)	<i>Pittasoma rufopileatum</i> (Col, E)
<i>Phaethornis yaruqui</i> (Col, E)	<i>Carpodectes hopkei</i> * (P, Col)
<i>Hylocharis grayi</i> (P, E)	<i>Alcotopterus deliciosus</i> (Col, E)

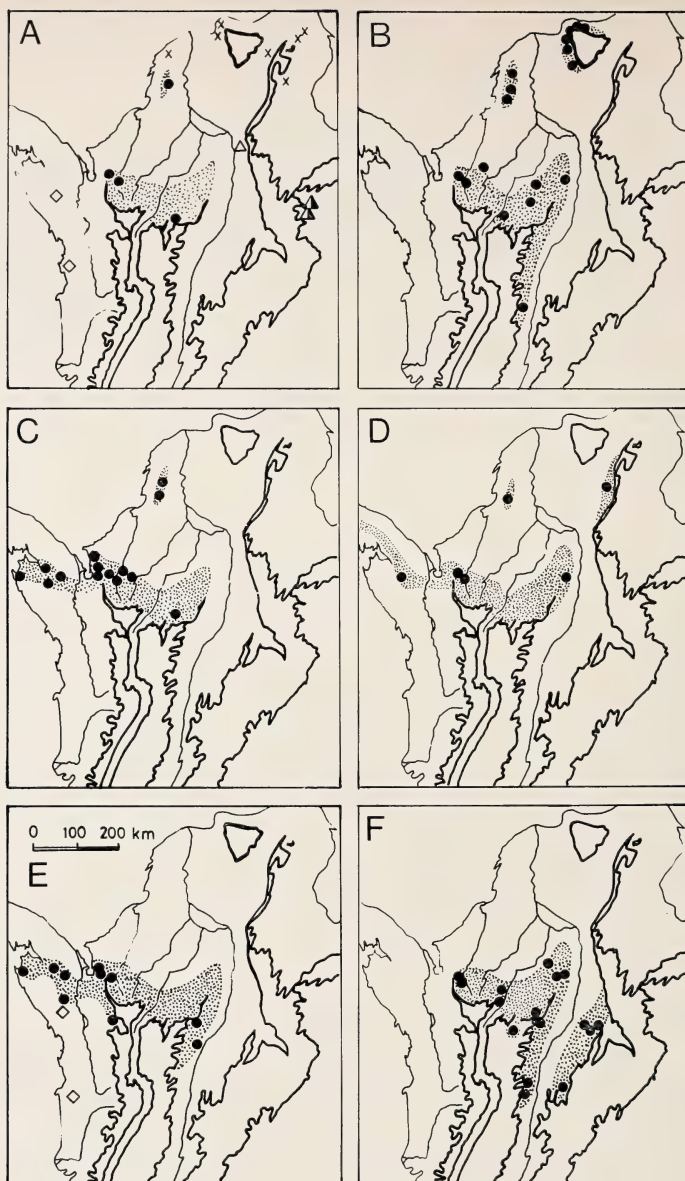


Fig. 20: Distribution of forest birds endemic to northern Colombia — eastern Panamá. Ranges (stippled) were probably more extensive in the Caribbean lowlands prior to large scale deforestation during the last one hundred years. *Explanation:* Solid circles indicate locality records. Heavy black line delimits Andes mountains above 1000 m elevation. **A** Tinamous *Crypturellus columbianus* (solid circles); *C. saltuarius* (Open triangle); *C. kerriae* (open squares); *C. idoneus* (crosses); and *C. duidae* (semisolid triangles). **B** *Crax alberti*, a curassow; the Pacific representative is *C. rubra* and the eastern ally is *C. daubentoni*. **C** *Brachygalba salmoni*, a short-tailed jacamar, representing *B. goeringi* of northwestern Venezuela. **D** *Aphanotriccus audax*, a flycatcher; an additional record west of the area shown is from Puerto Antonio near Chepo. **E** *Oropendolas* *Psarocolius guatimozinus* (solid circles) and *P. cassini* (open squares). **F** *Habia gutturalis*, an ant-tanager.

<i>Psarocolius cassini</i> (Col)	<i>Tangara palmeri</i> (P, E)
<i>Dacnis berlepschi</i> (Col, E)	<i>Bangsia rothschildi</i> (Col, E)
<i>Chlorophonia flavirostris</i> (Col, E)	<i>Bangsia edwardsi</i> (Col, E)
<i>Tangara johannae</i> (Col, E)	<i>Erythrolhytis salmoni</i> (Col, E)

Chapman (1917: 106) stated that the Colombian-Pacific fauna may be "... the most circumscribed and sharply defined, and possibly the most strongly characterized of any fauna of South America". Its geographically isolated location and the extreme environmental conditions of the Pacific Colombian lowlands probably are among the chief factors responsible for the existence in this area of the highest number of trans-Andean species (112 species, 45 % of the local forest avifauna). Many of the species of Group G (Table 2) probably also originated in the Chocó region having later extended their ranges into Central America. Another name for this distribution center is Chocó center (Haffer 1967 a).

Some of the 32 endemic Chocó species whose ranges have been superimposed in Fig. 16 are very localized in distribution and no more than a total of 23 species are found sympatrically in any given area. Similarly, only three of the six species which entered eastern Panamá actually occur in the same general area. Three Chocó birds, viz. *Androdon aequatorialis*, *Trogon comptus* and *Erythrolhytis salmoni*, followed the northern slopes of the Western Andes of Colombia and reached the lower Rio Cauca region (Fig. 21 and 22).

8.2. Secondary contact zones

Many taxonomically related neotropical forest birds exclude each other geographically with or without hybridization along conspicuous zones of secondary contact or they narrowly overlap their ranges. These contact zones are clustered in a few fairly restricted areas of the neotropical lowlands (Haffer 1974 b). They are located between distribution centers (core areas). Remington (1968) designated as "suture zones" areas of faunal fusion and overlap characterized by clusters of secondary contact zones. In the trans-Andean lowlands, the "Honduras-Nicaragua suture zone" is located between the core areas of Caribbean Northern and Caribbean Southern Middle America. The "Panamá-northwestern Colombia suture zone" is recognized between the Caribbean Costa Rica center, the Colombian Pacific center and the Nechí center.

Analyses of zones of secondary contact are not only of importance for an historical study of a given fauna but also help in elucidating genetic aspects of the speciation process as well as details of the community structure and species diversity of neotropical faunas. Ecological and behavioral studies of non-hybridizing populations in contact (parapatric species) are especially needed to facilitate an understanding of the

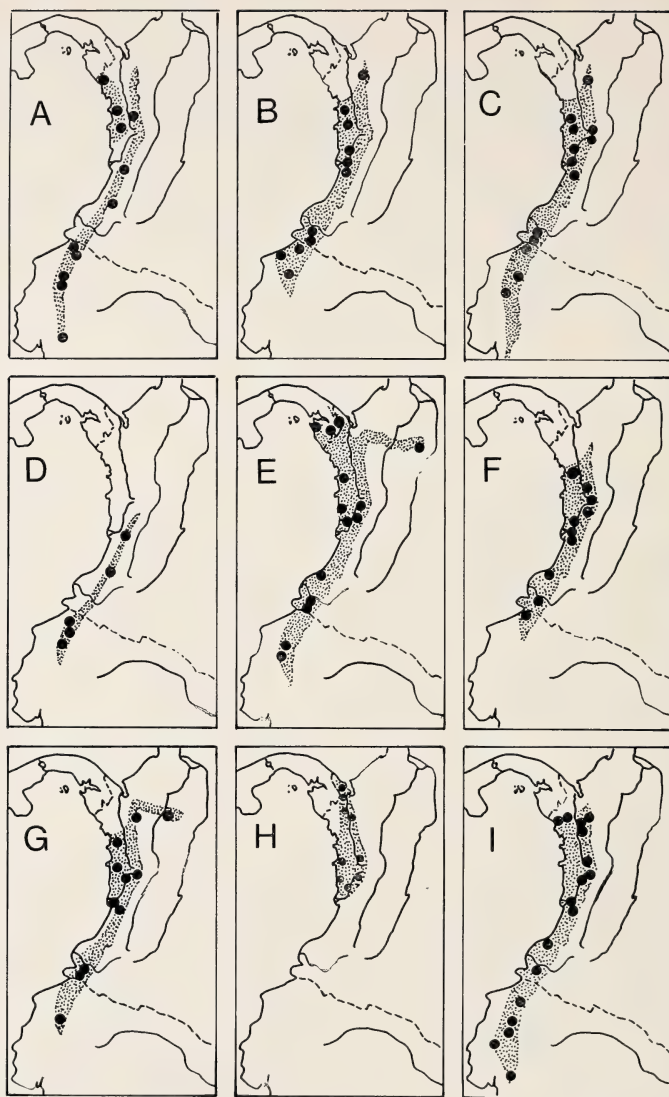


Fig. 21: Distribution of selected Pacific Colombian forest birds.

Explanation: Range is stippled, solid circles indicate locality records. **A** *Penelope ortoni*, a guan. **B** *Columba goodsoni*, a pigeon. **C** *Pionopsitta pulchra*, a parrot. A record from El Chiral, western Ecuador, falls just south of the area shown. The Middle American representative is *P. haematotis*. **D** *Neomorphus radiolus*, a ground-cuckoo. The Middle American ally *N. geoffroyi salvini* ranges into north-western Colombia south to the central Chocó region. **E** *Androdon aequatorialis*, a monotypic hummingbird genus. **F** *Amazilia rosenbergi*, a hummingbird. **G** *Trogon comptus*, a trogon. **H** *Bucco noanamae*, a puffbird. **I** *Ramphastos brevis*, a toucan. Dashed lines indicate political boundaries (Panamá/Colombia; Colombia/Ecuador).

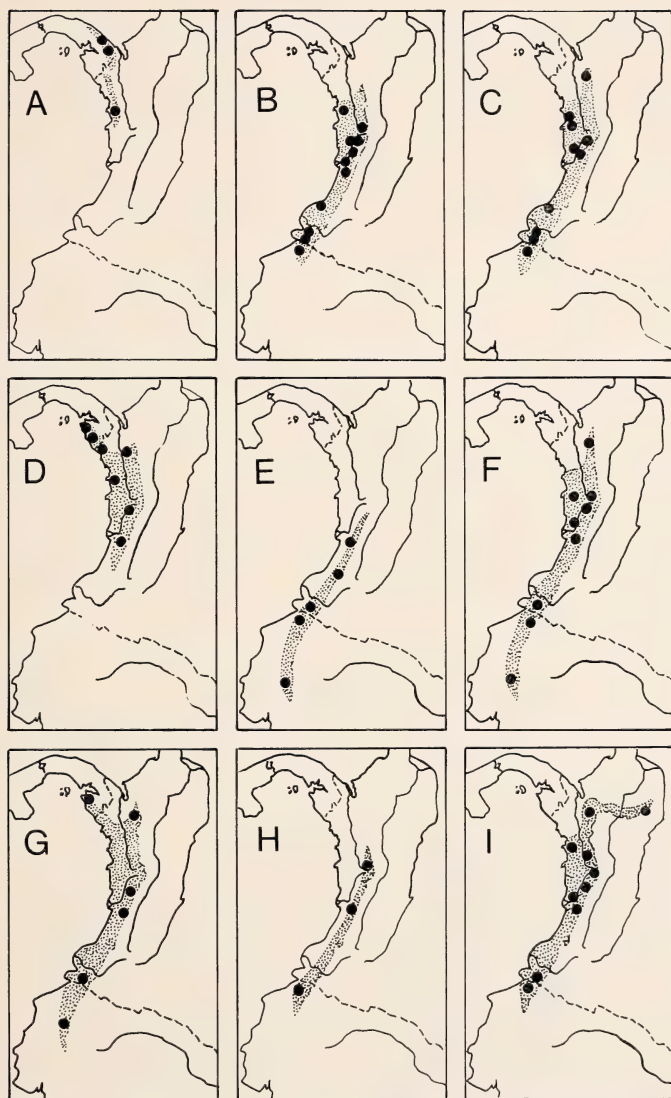


Fig. 22: Distribution of selected Pacific Colombian forest birds. Most species are members of trans-Andean genera some of which are monotypic (A, E, I).

Explanation: Dashed lines indicate the boundaries of Panamá-Colombia and Colombia-Ecuador, respectively. Solid circles represent locality records. **A** *Xenornis setifrons*, an antshrike. **B** *Sipia berlepschi*, an antbird. **C** *Pittasoma rufopileatum*, an antpitta; the parapatric ally *P. michleri* enters Colombia from Panamá; see Fig. 42. **D** *Carpodectes hopkei*, a snowy white cotinga. **E** *Alcotopteris deliciosus*, a manakin. **F** *Tangara johannae*, a tanager. **G** *Tangara palmeri*, a tanager. **H** *Bangsia rothschildi*, a tanager. **I** *Erythrothlypis salmoni*, a tanager.

maintenance of parapatric situations. Several species that exclude each other geographically in a more or less uniform forest environment are common enough in northwestern Colombia to make such studies feasible, e. g. manakins, tanagers, and toucans. If indeed ecologic competition keeps parapatric species apart, it should be determined which resources are in short supply and/or what competitive behavioral interactions take place. One may speculate that immature birds of parapatric species, during an early phase in life, learn to avoid the competitor along the contact zone. Therefore, interactions of the adults might be comparatively rare or inconspicuous, particularly in view of the fact that some of these tropical forest birds may have rather long lives. Snow (1962 a, b; 1974) determined an annual mortality rate of only 10 % in the manakins *Manacus manacus* and *Pipra erythrocephala* on Trinidad. Also, the question remains unanswered "Why can't these supposedly competing species eventually overlap their ranges maintaining interspecific territories?" This situation would appear to be an ecological alternative to parapatry. Detailed studies of the birds along secondary contact zones should be undertaken before increasing forest destruction will alter the natural situation which is still more or less preserved in many cases in the Urabá region and other parts of the neotropical lowlands.

Honduras — Nicaragua suture zone

Differently colored, yet closely related birds of wide distribution replace each other abruptly in northern Honduras or Nicaragua, as listed in Table 7.

Table 7: Members of species and subspecies pairs in secondary contact in Honduras and Nicaragua.

Northern Elements	Southern Elements
Honduras:	
<i>Ortalis vetula</i>	<i>O. cinereiceps</i>
<i>Aramides cajanea albiventris</i>	<i>A. c. pacifica</i>
<i>Synallaxis erythrothorax</i>	<i>S. brachyura</i>
<i>Formicarius analis intermedius</i>	<i>F. a. umbrosus</i>
<i>Lanio aurantius</i>	<i>L. leucothorax</i>
<i>Caryothraustes p. poliogaster</i>	<i>C. p. scapularis</i>
<i>Arremonops chloronotus</i>	<i>A. conirostris</i>
Nicaragua:	
<i>Thraupis abbas</i>	<i>T. palmarum</i>
<i>Habia fuscicauda salvini</i>	<i>H. f. fuscicauda</i>

Monroe (1968) discussed these pairs and illustrated the distribution of some of the parapatric forms in Honduras. Details of the interactions of the allies along the contact zones are not known in any of these cases. Whereas some of these allies probably have reached the level of good species, others are assumed to hybridize extensively and therefore are listed as "subspecies". No details of the interaction of the forms that meet in Nicaragua are known either.

Panamá — northwestern Colombia suture zone

Populations in secondary contact or separated by a distributional gap occur from the Almirante region of westernmost Panamá throughout the isthmus and the Darién region into northwestern Colombia (Table 8 and Fig. 23). I interpret this entire region as one extensive area of fusion

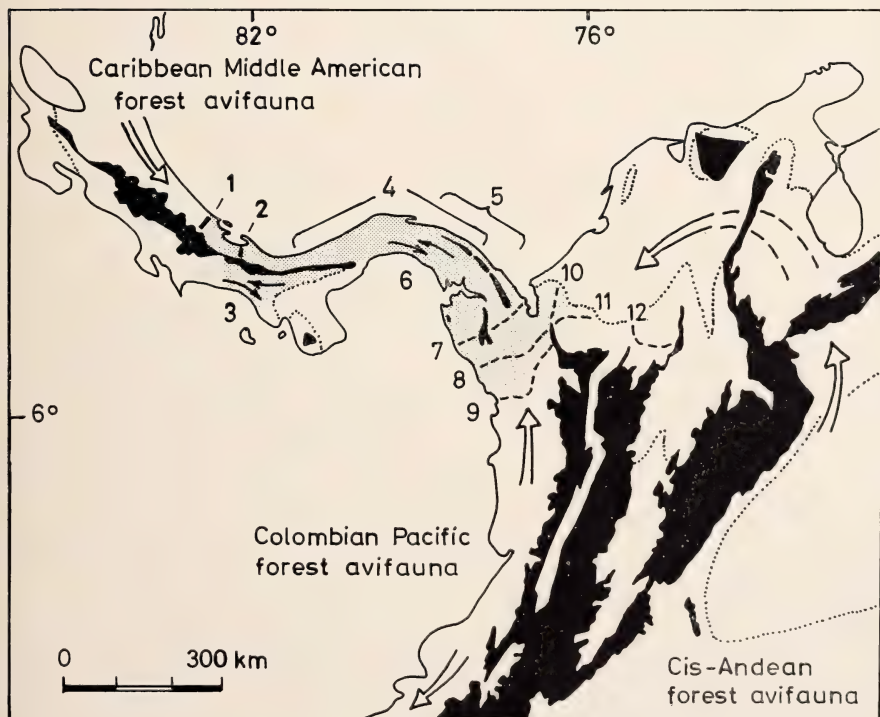


Fig. 23: The Panamá-northwestern Colombia suture zone (shaded), an area of interaction between the Middle American, Pacific Colombian, and Amazonian forest avifaunas.

Explanation: Secondary contact zones are numbered following Table 8 which lists the species and subspecies pairs in contact. The stippled line indicates the limit of humid forest. Mountains above 1000 m elevation are in black.

between the lowland forest avifaunas of Middle America and those of trans- and cis-Andean South America ¹⁾. Species that barely extended their ranges into Panamá from northern Middle America or from South America as well as conspicuous gaps in Panamá in the ranges of several widespread species or between close allies support this conclusion. Details on some of the contact zones near the Costa Rica/Panamá border and in northwestern Colombia have been summarized previously (Haffer 1967 a, 1974 b ²⁾). Additional species and subspecies pairs are listed in Table 8 and are briefly discussed below.

The jaçanas may be separated by a distributional gap on the Caribbean slope of westcentral Panamá but overlap their ranges along a portion of the Pacific slope in Chiriquí and Veraguas. Hybridization probably occurs to a small extent in the area of overlap (Wetmore 1965: 372; Betts 1973). The broad zone of secondary intergradation between the chestnut-breasted wren of Caribbean Costa Rica (*Thryothorus nigricapillus costaricensis*) and the barred *T. n. schottei* of Pacific Colombia includes the whole of central and eastern Panamá, as discussed in detail by Wetmore (1959).

A number of allies are separated by distributional gaps of varying width in central and eastern Panamá. Similar gaps also occur in this area between several conspecific populations of Middle America and South America. In some cases the cis-Andean ally occupied all or part of the gap in Panamá (*Glaucis hirsuta*, *Rhynchocyclus olivaceus*, *Pipra erythrocephala*, *Galbula r. ruficauda*). In other cases no explanation is forthcoming why the gaps in the ranges have not been closed despite the continuity of the forests. To quote Griscom (1935: 285) "What, so to speak, is the matter with the (intervening) forest" such that the allies of *Cotinga*, *Carpodectes*, *Oncostoma*, *Psarocolius*, etc. are not in contact? Why do not the Middle American forms range farther east and the South American allies farther west in Panamá? Ecological reasons such as the absence of certain feeding trees or habitat differences may be responsible. In other cases the allies may be still expanding their ranges and may meet in the future.

A number of geographical representatives inhabiting the forests of Amazonia, western Colombia and/or Middle America are in contact in the forests of northwestern Colombia (Table 8, Fig. 23). These allies probably have somewhat different ecological preferences, each form being better adapted to different ranges or sets of ecologic influences, such as

¹⁾ The hill forests in the upper tropical and subtropical zone along the mountains of western and eastern Panamá harbor several endemic forms which remain outside our discussion. They probably originated in isolated montane forests (Darién refuges) which persisted when most of the Panamanian lowlands were unforested or only sparsely forested during arid climatic periods.

²⁾ In these publications I treated these areas as two separate zones of faunal integration. Further study convinced me that the entire Panamanian and northwestern Colombian lowlands together form one extensive faunal suture zone.

Table 8: Members of species and subspecies pairs in secondary contact in Panamá and northwestern Colombia (and their presumed origin¹⁾) characterizing a conspicuous „suture zone“. Gaps in the ranges between widespread conspecific populations and between close allies also occur in this region.

Western or Northern Elements	Eastern or Southern Elements
1. <i>Chalybura u. melanochoa</i> (M) <i>Dysithamnus striaticeps</i> (M) <i>Manacus candei</i> (M)	<i>C. u. urochrysa</i> (CH) <i>D. puncticeps</i> (CH) <i>M. vitellinus</i> (CH)
2. <i>Phloeoceastes guatemalensis</i> (M) <i>Ramphocelus passerinii</i> (M)	<i>P. melanoleucus</i> (C) <i>R. icteronotus</i> (CH)
3. <i>Jacana spinosa</i> (M) (overlap)	<i>J. jacana</i> (C)
4. <i>Thryothorus nigricapillus costaricensis</i> (M) (intergradation)	<i>T. n. schottii</i> (CH)
5. <i>Psarocolius montezuma</i> (M) (range gap) Range gap comprising larger portions of Panamá: <i>Touit costaricensis</i> <i>Galbula r. melanogenia</i> <i>Cotinga amabilis</i> <i>Carpodectes antoniae</i> <i>Oncostoma olivaceum</i> <i>Thryothorus thoracicus</i> <i>Geothlypis semiflava bairdi</i> <i>Caryothraustes poliogaster</i>	<i>P. guatimozinus</i> (N) <i>T. dilectissima</i> <i>G. r. ruficauda</i> <i>C. nattererii</i> <i>C. hopkei</i> <i>O. cinereigulare</i> <i>T. leucopogon</i> <i>G. s. bairdi</i> <i>C. canadensis</i>
6. <i>Pipra mentalis</i> (CH) (overlap)	<i>P. erythrocephala</i> (C)
7. <i>Pteroglossus t. torquatus</i> (M) <i>Cyanerpes lucidus</i> (M) <i>Euphonia anneae</i> (M) <i>Chlorothraupis olivacea</i> (CH) <i>Smaragdolanus pulchellus</i> (M) <i>Heterospingus rubrifrons</i> (M) <i>Cochlearius c. panamensis</i> (M)	<i>P. t. sanguineus</i> (CH) <i>C. caeruleus</i> (C) <i>E. xanthogaster</i> (C) <i>C. carmoli</i> (C) <i>S. eximius</i> (N) <i>H. xanthopygius</i> (CH) <i>C. c. cochlearius</i> (C)
8. <i>Ramphastos sulfuratus</i> (M) <i>Galbula r. melanogenia</i> (CH) <i>Psarocolius cassini</i> (CH)	<i>R. brevis</i> (CH) <i>G. r. ruficauda</i> (C) <i>P. guatimozinus</i> (N)
9. <i>Aramides wolfei</i> (CH) <i>Pionopsitta haematotis</i> (M) <i>Pittasoma michleri</i> (M) <i>Formicarius nigricapillus</i> (CH) <i>Pipra mentalis</i> (CH) <i>Rhynchocyclus brevirostris</i> (CH)	<i>A. cajanea</i> (C) <i>P. pulchra</i> (CH) <i>P. rufopileatum</i> (CH) <i>F. analis</i> (C) <i>P. erythrocephala</i> (C) <i>R. olivaceus</i> (C)
10. <i>Crax rubra</i> (CH)	<i>C. alberti</i> (N)
11. <i>Ramphastos sulfuratus</i> (M)	<i>R. vitellinus citreolaemus</i> (N)
12. <i>Manacus vitellinus</i> (CH)	<i>M. manacus</i> (C)

¹⁾ Numbers refer to Fig. 23 which illustrates the location of the contact zones. The presumed geographical origin of these forms (see text) is indicated in parentheses: CH = Chocó refuge, N = Nechi refuge, M = Middle American refuges, C = Cis-Andean refuges.

temperature, humidity, vegetation, etc. However, for most of these species there are no indications that they reach their limit of tolerance for environmental conditions at the zone of contact. It seems that many of the parapatric species would occupy at least part of the range of their allies were it not for the presence of the latter across the zone of contact. Apparently they exclude each other as a result of ecologic competition. The northern range limits of many or most Chocó elements may correspond to the ecologic limits of these birds which are adapted to the extremely humid climatic conditions of the Pacific lowlands. These forms reach their northern range limit in the lower Atrato Valley, where the annual rainfall decreases considerably and ecologic conditions change correspondingly. This is mainly due to a northward increasing influence of the drying tradewinds which blow into the Urabá region and lower Atrato Valley from the northeast during the winter dry season (December to April). Although this conspicuous climatic gradient is responsible for important faunal differences between the Urabá and Chocó regions, it is not steep enough to account for the abrupt geographic replacement of members of species pairs. Probably a balanced situation exists today with each form at a competitive advantage over its ally in the area occupied.

Restricted or unrestricted hybridization along the contact zone has been proven in a few instances, in forms of the aracari-toucan *Pteroglossus torquatus* (Fig. 37), of the jacamar *Galbula ruficauda* (Fig. 35), in the manakins *Manacus manacus* and *M. vitellinus*, and in the oropendolas *Psarocolius cassini* and *P. guatimozinus* (Fig. 47).

Haffer (1974 a, b) discussed other areas in the Neotropical Region in which clusters of secondary contact zones of forest birds indicate that entire faunas overlapped and partly fused, e. g., in central Amazonia and in upper Amazonia.

Summarizing, we recognize in the trans-Andean forest region the distribution centers of Caribbean northern Middle America, Caribbean and Pacific Costa Rica; Pacific Colombia-Ecuador, and the Cauca-Magdalena center. They are separated from one another by the Honduras-Nicaragua suture zone and the Panamá-northwestern Colombia suture zone of faunal intergradation (Fig. 24). "Boundaries" between these zoogeographic areas are always broadly transitional, never sharply defined. I derived the extent of the various core areas using the maps shown in Figures 15 and 16 in conjunction with the location of clusters of secondary contact zones between distribution centers (Tables 7 and 8; Fig. 23).

Each of the distribution centers acted as a "refuge" and differentiation center for portions of the trans-Andean lowland forest avifauna during arid climatic periods of the past (as discussed in more detail below). Therefore we may speak of the Caribbean Northern Middle American lowland forest avifauna, the Caribbean and Pacific Costa Rica lowland

forest avifauna, the Pacific Colombia-Ecuador forest avifauna (Chocó fauna) and the Cauca-Magdalena forest avifauna (Nechí fauna) to designate the groups of species and subspecies of birds that originated in the various forest refugia (centers)¹⁾. These different avifaunas intermingled when the forests expanded during humid climatic periods and also mixed with Amazonian faunal elements, in this way establishing the present composition of the trans-Andean lowland forest avifauna. Many trans-Andean faunal elements occupied wide distribution areas because of the ecological uniformity of the trans-Andean lowland forests. This prevents these species to be assigned to a particular trans-Andean fauna.

I distinguish between distribution type and faunal type as defined above. Animal species which originated in the same forest refuge are elements of the same fauna, yet may exhibit different distribution patterns due to varying dispersal distance from their common center of origin. Conversely, species with the same distribution pattern did not necessarily originate in the same forest refuge and, therefore, may represent elements of different faunas. For example, the species showing distribution patterns illustrated in Figures 15 and 16 can be assigned as faunal elements to particular trans-Andean avifaunas, whereas those species with a distribution shown in Figures 17 to 19 cannot be assigned to particular avifaunas, except the broad "trans-Andean" group. About half of the species of Group F (Fig. 17) may have originated in the Caribbean Northern Middle American forest refuge and the other half of them (or more) probably spread from the Caribbean Costa Rica refuge. The species of Group G (Fig. 18) probably represent mostly Chocó faunal elements that occupied various portions of southern Central America. The species of Group H (Fig. 19) range through most of the trans-Andean lowland forests and, for this reason, cannot be assigned as faunal elements to any particular local trans-Andean fauna. Group H probably is a mixture of elements of four or all five trans-Andean lowland forest avifaunas.

8.3. Lowland avifaunas of western and northern Colombia

The two major ecological formations found in the tropical lowlands of South America are "forest" and "nonforest" vegetation. Both cover immense terrain in Colombia and are inhabited by bird faunas of widely different aspect; numerous species are confined to each. The term "nonforest" refers

¹⁾ A "fauna" as here defined consists of the kinds of animals (faunal elements) that originated in a given area during past periods of geographic-ecologic isolation spreading into other areas and intermingling with species of other such "faunas" upon the termination of isolation. For other definitions and further discussions of "faunas" see Mayr (1965).

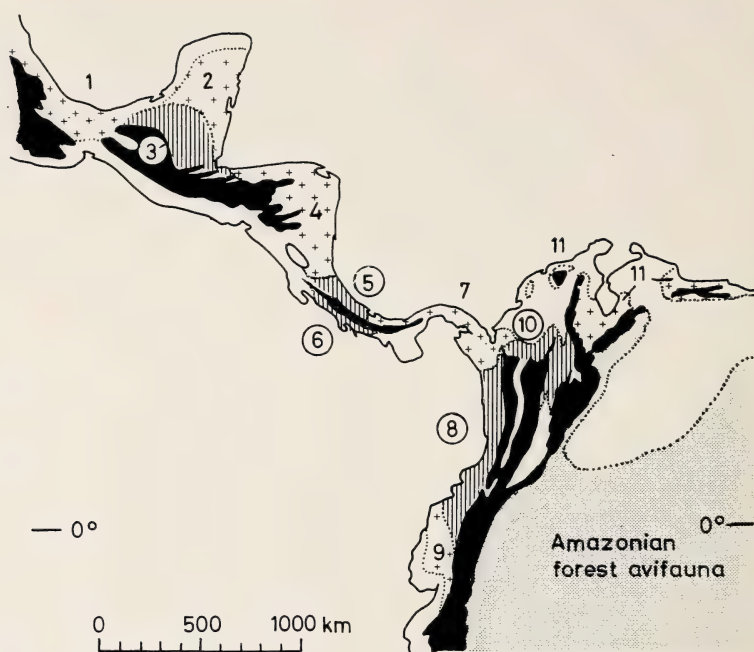


Fig. 24: Zoogeography of the trans-Andean lowland forest region.

Explanation: Hatched vertically — distribution centers (core areas) characterized by strong endemic faunal element. Crosses — areas inhabited by fauna of mixed origin derived from adjacent and more distant centers. Small core areas probably also exist along the mountain slopes of areas 7 and 11 (see text for details). 1 southeastern Mexican forest region. 2 Yucatan forest region. 3 Caribbean northern Middle America center. 4 Honduras-Nicaragua suture zone. 5 Caribbean Costa Rica center. 6 Pacific Costa Rica center. 7 Panamá-northwestern Colombia suture zone. 8 Pacific Colombia (Chocó) center. 9 Northwestern Ecuador forest region. 10 Cauca-Magdalena (Nechí) center. 11 Caribbean forest region (Santa Marta, Maracaibo, northern Venezuela). Mountains above 1000 m elevation are in black. Blank lowland areas represent nonforest regions (see Fig. 1).

to open areas such as grassland savanna, dry open woodland, cactus plains, thorn scrub, etc.

The distribution of forest birds in northwestern Colombia permits one to distinguish the zoogeographic Chocó region (Pacific Colombia-northwestern Ecuador) from the Darién-Urabá region. Historically, the Chocó region represents the center of origin of the Chocó fauna, whereas the Darién-Urabá region forms part of the Panamá-northwestern Colombia suture zone, as discussed above. The range limits of species confined to either one of these areas form a fairly well defined "boundary" or narrow transition zone in the lower Atrato Valley extending from Mutatá south-

ward and thence swinging westward across the Atrato River between the Río Napipi and Río Uva to reach the Pacific coast at the Gulf of Cupica (Haffer 1967 c). Many endemic Chocó birds, east of the lower Atrato River, extend their ranges further north than on the western side of this river, probably because of ecological reasons. Wet forests follow the base of the Western Andes north to the area of Mutatá and Chigorodó, as the influence of the drying tradewinds is here felt less than on the opposite side of the Atrato River, where seasonal forests increasingly replace ever-green forests from the Río Truandó to the north.

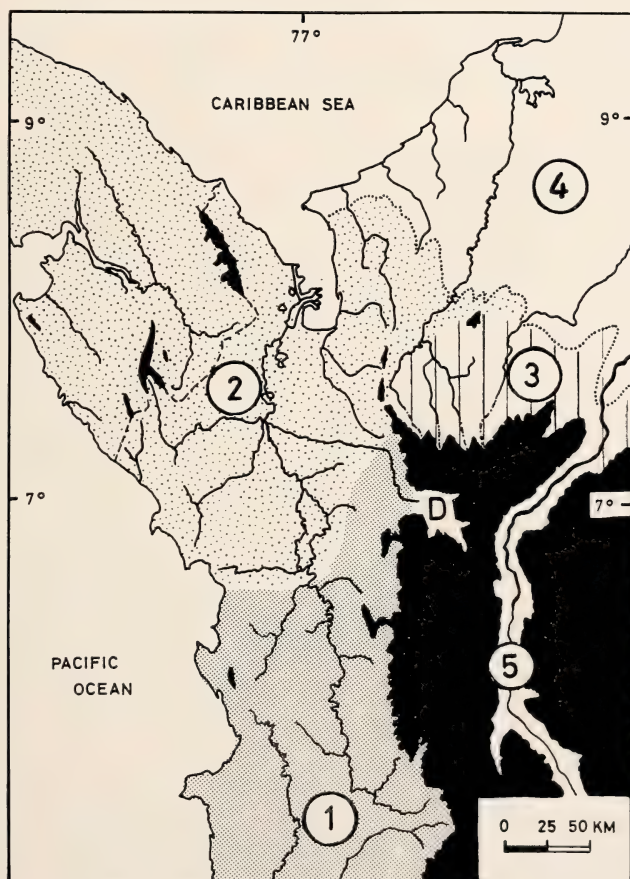


Fig. 25: Ornithogeographic areas of northwestern Colombia.

Explanation: Forest regions: 1 Pacific Colombian rainforest region (Chocó region). 2 Eastern Panamá-northwestern Colombia rainforest region (Darién-Urabá region). 3 Cauca-Magdalena forest region (Nechí region). Nonforest regions: 4 Northern Colombian nonforest region. 5 Arid Cauca Valley. D Arid Dabeiba Valley. Mountains above 1000 m elevation are in black.

The Darién-Urabá region is in broad connection with the Cauca-Magdalena region (Nechí center) to the east. The "boundary" between the two areas in the upper Sinú region, of course, is broadly transitional and inconspicuous. I have used on Figure 25 the contact zone between the Middle American toucan, *Ramphastos sulfuratus*, and the Nechí form, *R. vitellinus citreolaemus*, to separate schematically the Darién-Urabá region from the Cauca-Magdalena region. Faunal resemblance based on a distributional analysis of trans-Andean species is somewhat greater between the Darién and Cauca-Magdalena faunas than between the Chocó and Cauca-Magdalena faunas (Table 6).

Table 1 indicates the faunal differences between the Chocó region and the Darién-Urabá region and lists the many birds restricted to the wet Pacific forests of Colombia-northwestern Ecuador (see also p. 53).

Chapman's (1917; pl. 26) interpretation of the life zones and faunas of northwestern Colombia is similar to that discussed above and served as a basis for my analysis. He distinguished the Colombian-Pacific fauna and the Cauca-Magdalena fauna including the birds of the Urabá - lower Atrato region with the latter and those of the Darién region with the former. However, Chapman (1917: 119) emphasized that these faunas merge "so completely . . . that any attempt to map their respective boundary lines in this region must be purely arbitrary". It is interesting to note that Hernandez (1969) considered the combined Darién-Urabá-lower Cauca region as the "area of integration between the Pacific-Central American and the Brazilian Provinces". This interpretation corresponds to our concept of a "Panamá-northwestern Colombia suture zone".

Seasonal forests similar to those of the Urabá area occur also in northwestern Ecuador and are inhabited by a number of endemic species. Several birds of the Darién-Urabá fauna that are missing in the Chocó forests recur in northwestern Ecuador such as *Ara ararauna*, *Ara ambigua*, *Piaya minuta*, *Phaethornis superciliosus*, *Damophila julie*, *Trogon violaceus*, *Momotus momota*, *Notharchus macrorhynchus*, *Sittasomus griseicapillus*, *Lepidocolaptes souleyetii*, *Sclerurus guatemalensis*, *Cacicus cela*, and *Arremon conirostris*.

The avifauna inhabiting the very reduced forests in the Serranía de San Jacinto near the Caribbean coast of northern Colombia is of mixed origin (Haffer et al. 1965). Amazonian species that are widespread both east and west of the Andes occur there together with trans-Andean forms that originated in the Chocó region or in Middle America, e. g. *Penelope purpurascens*, *Ramphastos sulfuratus*, *Pteroglossus torquatus*, *Notharchus tectus*, *Gymnocichla nudiceps*, *Pachyramphus cinnamomeus*, and *P. homochrous*. Of particular interest in the Serranía de San Jacinto are several endemic northern Colombian species of the Cauca-Magdalena fauna: *Crypturellus columbianus*, *Crax alberti*, *Trogon melanurus macroura*, *Non-*

nula frontalis, *Brachygalba salmoni*, *Thamnophilus nigriceps*, and *Aphanotriccus audax*. The dry transitional forests near the coastal city of Cartagena have largely disappeared. Due to a northward decrease in humidity of the climate and a less luxuriant vegetation the original forest bird fauna in the hills near Cartagena studied by Dugand (1947) is less varied than that of the Serranía de San Jacinto. A number of species found in the latter range have not been encountered by Dugand (1947) during his long extended explorations in the hills to the north, such as *Crypturellus columbianus*, *Crax alberti*, *Trogon violaceus*, *Brachygalba salmoni*, *Notharchus tectus*, *Picumnus olivaceus*, *Sittasomus griseicapillus*, *Xenops minutus*, *Thamnophilus nigriceps*, *Cercomacra nigricans*, *Colonia colonus*, *Myiobius atricaudus*, *Onychorhynchus mexicanus*, *Leptopogon amaurocephalus*, *Pipromorpha oleaginea*, *Thryothorus fasciatoventris*, *Basileuterus delatirii*, and *Euphonia laniirostris*.

The seasonal forests along the northern and western base of the isolated Sierra Nevada de Santa Marta, in the Maracaibo basin and near the coastal mountains of northern Venezuela (Fig. 1) are inhabited by an avifauna of mixed trans-Andean and Amazonian origin. Most of the trans-Andean species listed above for the Serranía de San Jacinto also reached northern or at least northwestern Venezuela. Several endemic subspecies and species (e. g. *Picumnus cinnamomeus*) occur in the Caribbean lowland forests characterizing the Catatumbo and North Venezuelan distribution centers (Haffer 1967 b, 1974 a, b). However, it remains to be determined which of the endemic subspecies in these forests represent clinal forms of species spreading from distant centers of origin (and thus are of no direct historic zoogeographic significance) and which may have originated in reduced forest refugia of this region during arid climatic periods (see below).

The nonforest avifauna of northern Colombia has direct connections with that of northern Venezuela and harbors only few endemic species, e. g. *Ortalis garrula*, *Columba corensis*, *Leucippus fallax*, *Lepidopyga goudoti*, *Hypnelus ruficollis*, *Poecilurus candei*, *Sakesphorus melanonotus*, *Inezia tenuirostris*, *Miozetetes inornata*, *Campylorhynchus nuchalis*, *Icterus icterus*, *Pyrrhuloxia phoenicea*, *Saltator orenocensis*, and *Arremon schlegeli*. Most members of the Colombian-Venezuelan nonforest avifauna are closely related to representatives inhabiting the nonforest regions of central Brazil and eastern Bolivia. There are no endemic genera in northern Colombia-Venezuela; of the two examples listed by Haffer (1967 d: 321), *Quiscalus* is also represented in North America and *Hypnelus* has been merged with *Bucco* by Cottrell (1968); however, De Schauensee (1966) retained this genus. About half of the nonforest species of the Caribbean lowlands of northern South America recur in the dry Pacific lowlands of Panamá. On the other hand, the faunal relationships of the densely forested Caribbean slope of Panamá lie with the humid Pacific lowlands of northwestern South America. Dunn (1940) emphasized this peculiarity of Pana-

manian zoogeography (the "Panamanian X") for the herpetofauna; it is equally conspicuous in the case of the lowland avifaunas.

The area in northern Colombia occupied by the nonforest fauna has been enlarged greatly through forest destruction in the last centuries. The cultivated area on both sides of the lower Sinú River was covered originally by seasonal evergreen and dry tropical forests. Continued forest clearing in northwestern Colombia pushes the limit of more or less unbroken forest rapidly southward and southwestward in the direction of the Gulf of Urabá, where large clearings have also appeared along the Turbo road (Fig. 3). Many populations of forest birds in northern Colombia are separated by extensive artificial savannas from the larger populations inhabiting the forested base of the Colombian Andes and form isolated populations confined to remnant forests. Most of them will undoubtedly disappear within a few years on account of the progressive clearing and burning of the forests, which is underway all over northern Colombia.

The dry intermontane valleys of the Colombian Andes have been populated from the Caribbean lowlands to the north. Endemic forms of the Magdalena, Cauca, and Patía Valleys have reached the subspecies level of differentiation and some are markedly different (Haffer 1967 d).

8.4. Historical interpretation of bird speciation and distribution patterns

At the present time the tropical lowland forests extend without interruption (not taking into consideration recent changes through the activity of man) from the base of the northern Andes in Colombia throughout Middle America, covering mainly the Caribbean slope north to Mexico. This continuity of the forests, however, represents only a temporary stage in the vegetational history of these areas as suggested by the climatic changes which affected the northern part of the Neotropical Region during the Pleistocene and post-Pleistocene. Hammen & Gonzales (1960) and Hammen (1961, 1974) have shown, by analyzing the pollen contents of lake and bog deposits of the highlands of the Eastern Andes of Colombia, that the Pleistocene and Holocene climate of the northern Andes was characterized by a succession of wet and dry phases. Several periods correlate closely with contemporaneous phases known from North America and Europe. In contrast to the situation in highlands of tropical mountains, the surrounding lowlands probably were only weakly affected by the Pleistocene temperature changes. However, the variation of average rainfall and cloud cover during these climatic periods seems severely to have influenced the distribution of tropical lowland forests and nonforest vegetation. The presently continuous lowland forest zone of northwestern South America and Middle America probably was broken up into a number of more or less isolated forests which acted as "*refugia*" for the forest fauna and have been

named as follows (Haffer 1967 a, 1969, 1974): Caribbean Middle American refugia (Guatemala, Caribbean Costa Rica); Pacific Costa Rica refuge; Chocó refuge; Nechí refuge; and others. The distribution centers (core areas) analysed above probably remained forested during arid periods and acted as centers of differentiation of the forest fauna. Many trans-Andean species probably originated in these forest refugia and extended their ranges upon the expansion of forests during later humid periods.

I suggested (Haffer 1967 a), on the basis of the present rainfall pattern in the Urabá region, that the connection between the Middle American and the western Colombian forests was interrupted in the Urabá-lower Atrato region during dry climatic periods, when the effect of the trade-winds was here more pronounced than at present. Even the lowlands of central and eastern Panamá were probably devoid of heavy forests in most areas¹⁾. Direct palynological evidence from these areas is not yet available; however, Wijmstra (1967) discussed post-Pleistocene vegetational changes in the lower Magdalena Valley of northern Colombia.

The isolated forests of the refugia rejoined and again formed a continuous forest zone during humid climatic phases. Great numbers of Amazonian forest birds probably advanced through these continuous forests into northern and western Colombia and into Middle America, coming around the northern tip of the Andes and following the lowlands along the Caribbean coast (Fig. 26). Upon the return of more arid conditions, many of the trans-Andean forest birds survived in the forest refugia mentioned above. These various refuge populations north and west of the Andes would have been modified in isolation from their Amazonian parental populations and from one another. They must have reached many different levels in the speciation process before, in some cases, they made contact again during a later humid phase with one of their representatives which also would have been evolving in some other forest refuge. These processes of isolation and rejoining of forest and nonforest bird populations were repeated several times (see Haffer, 1974, for further details).

A number of birds that probably originated in the Chocó Refuge of western Colombia established contact with their Middle American or Amazonian representatives in the Urabá region upon the return of more favorable climatic conditions, possibly only several thousand years ago. However, details are not yet known. The Urabá region is therefore of particular interest for the study of zones of secondary contact of forest birds at various stages of speciation. Several cases of allopatric hybridization and of geographic exclusion of parapatric, nonhybridizing species are known to occur (see above).

¹⁾ Montane forests probably remained, however, along the slopes of the mountain ranges of Darién, where several endemic subtropical species may have originated.



Fig. 26: Northern Colombia during the Pleistocene (after Haffer 1967 a).

Explanation: The present coast line is dotted; mountain areas presently over 1000 m elevation are in black. *Left:* During glacial periods. The sea-level was lowered by about 100 m. Arrows indicate immigration routes of cis-Andean and trans-Andean forest avifaunas which advanced during these periods. *Right:* During interglacial periods. The sea-level was about 30 to 50 m higher than today, and the climate was dry, at least in the northern half of the area shown. Birds of the humid forest found refuges (stippled) in the Chocó area (I) and Nechí area (II).

From the brief discussion of the zoogeography of northwestern Colombia, the Urabá region emerges as a transit area for the faunas of the more open and drier vegetation during dry climatic periods of the past and as an important meeting place of various Recent Central and South American forest faunas (Fig. 26).

Past climatic-vegetational changes in Middle America help understanding certain peculiar distribution patterns observed in trans-Andean birds today: Small isolated populations of several South American species presently inhabit restricted areas in northern Middle America and are widely separated from their South American "mother" population. Examples are the isolated Mexican populations of the Green Macaw (*Ara militaris*), of the Bicolored Wren (*Campylorhynchus griseus*), and the Tufted Jay *Cyanocorax dickeyi* as well as the species of *Granatellus*; the isolated Nicaraguan population of the Pearl Kite (*Gampsonyx swainsonii*). The more widely distributed species *Burhinus bistriatus* and *Pyrocephalus rubinus* are missing from southern Middle America. These isolated populations probably have been connected with the main species range in the past when favorable vegetational conditions permitted the range extension. The connecting populations may have disappeared when ecologic conditions changed in the intervening area. Some other trans-Andean birds show peculiar gaps in their range comprising portions of northwestern Colombia

and Panamá, e. g. *Galbula ruficauda melanogenia* and *Pipra mentalis*. These gaps are presently occupied partially or entirely by a competing or hybridizing ally (*P. erythrocephala* and *G. r. ruficauda*, respectively). In these cases the gap in the range of the trans-Andean ally probably originated during an adverse climatic-vegetational period and was occupied by the competing cis-Andean ally before the trans-Andean ally could do so (Haffer 1967 b).

Summarizing, the concentration of endemic forms in the trans-Andean lowland forests is explained by the following facts: 1) Relatively small populations of Amazonian forest birds were repeatedly isolated in forest refugia west of the Andes during Pleistocene and post-Pleistocene periods of drought which broke forest connections and allowed the development of differences by selection and chance. 2) The repeated restoration of connection between the lowland forests west and east of the Andes during humid climatic periods allowed an increasing number of Amazonian founder populations¹⁾ to reach the forests west of the Andes in Middle America and western Colombia. This led to a gradual accumulation of endemic trans-Andean forms. These are of very different age and have reached today various stages of taxonomic differentiation. 3) Owing to the repeated establishment of forest connections during humid periods, multiple invasions of the same Amazonian parent population into the region west of the Andes occurred in several cases.

Our historical interpretation contrasts with that given previously by Chapman (1917: 89). He assumed that a pre-Andean forest fauna was split, by the rising Andes mountains, into a Pacific and an Amazonian portion. Chapman (l. c.) stated "The specific identity of many birds common to both areas is evidence that . . . in such cases evolution has, so to speak, been at a standstill" since the time their ranges were disconnected. We would suggest today that these forms immigrated from the Amazonian lowlands more recently than thoroughly differentiated subspecies and endemic species of Pacific Colombia. Chapman (1926: 59, 62) later emphasized a Middle American origin of many western Colombian and Ecuadorian forms. Griscom (1932: 75, 1935: 285) suggested that the origin of the Middle American and western Colombian fauna was due to the Pleistocene refrigeration which, he supposed, had forced the Middle American lowland fauna to retreat southward into western Colombia and Ecuador, thus leading to the surprising concentration of endemic forms in the Chocó region. However, the Pleistocene temperature depression probably did not effect the tropical lowland fauna of most of Middle America because forest birds survived arid periods in a number of forest refugia. The northward decrease

¹⁾ These founder populations contained "inevitably only a small fraction of the total variation of the parental species" (Mayr 1963: 529). This was also of great importance for the rapid deviation of a trans-Andean form from its cis-Andean parent species (Mayr's *founder principle*, 1942).

in species diversity of the Middle American forest avifauna probably has ecological rather than historical reasons. The close relationship between many western Colombian and Middle American subspecies and species very probably is due to immigration of South American forms into Middle America from the Chocó region rather than the other way around. Thus, while I agree with Chapman's and Griscom's general statement that the trans-Andean forest avifauna was derived from Amazonia and spread into Pacific Colombia and north to Mexico, our interpretations regarding the Pleistocene distributional history of this avifauna differ considerably.

No simple answer can be given to the question of why the trans-Andean forest fauna is so uniform in composition and similar to the Amazonian fauna (Mayr 1964). Possibly the restricted early Pleistocene forest refuges of Middle America permitted only few members of the Tertiary northern forest fauna to survive such as, e. g., the motmots *Momotidae*. A flood of southern colonists invaded Middle America when the forests reexpanded during humid climatic periods forming a geographically continuous forest zone from South into Middle America.

Climatic and vegetational changes during the Pleistocene and Holocene probably also determined important zoogeographic aspects of the trans-Andean reptile and mammalian faunas which several previous authors attempted to explain in terms of the Tertiary paleogeographic history of Middle America. The extensive Quaternary faunal differentiation must be investigated before a study of the evolution of neotropical animals during the preceding Tertiary period can be undertaken successfully.

9. Breeding and Molting Seasons

As I worked in the lowlands of northern Colombia during only portions of successive years, my records are not nearly complete enough to establish the existence of definite seasons in the annual cycle of the avifauna of this part of South America. However, there are strong indications of a pronounced peak in breeding activity during the months of March and April extending into June and of molting occurring in the latter half of the year. A conspicuous number of male birds collected during March and April had enlarged testes: 44 specimens of 35 species in March and 22 males of 21 species in April. These figures contrast with only 8 males taken in February and 9 in June that had enlarged testes. A few breeding records of northern Colombian jacamars, puffbirds, and toucans also refer to the months of April, May, and June (Haffer 1968).

A large percentage of birds which I collected near Mutatá, southeast of the Gulf of Urabá, during the month of August were found to be in full wing and tail molt and many immature birds with an unossified skull were taken at this locality, as listed by Haffer (1967 c). Only a few species appeared to be still breeding in this area in August. Specimens of *Galbula*

ruficauda from northern Colombia that I found to be in wing and tail molt were taken between August and December. Over 50 specimens of this bird in the Bogotá collection taken in northern Colombia between January and July did not molt their wing and tail feathers. The molt of toucans in northwestern Colombia extends into the months of January through April (Haffer 1968).

The above data are in agreement with the summarizing statements of Eisenmann (1952) who found that the greatest number of birds in central Panamá seem to breed between March and June and of D. & B. Snow (1964) who reported the months April-June as the height of the breeding season in Trinidad and that molting is at its height in the months July-October. Friedmann & Smith (1955) obtained similar results in northeastern Venezuela.

The annual cycle of the avifauna probably is adjusted to the climatic regime which is similar over northern South America. Food probably becomes scarce during the dry season from December to March. With the return of the equatorial rain belt to more northern latitudes rains again begin to fall in March/April and the food supply increases sharply when breeding is at its height (see D. & B. Snow, 1964, for detailed discussions).

10. List of Collecting Stations

The following alphabetical list summarizes information on collecting stations in the lowlands of northern and northwestern Colombia. All places are below 200 meters elevation (except the Río Imamadó, 350 m). Numbers of the following list refer to Figure 3 which illustrates the location of the collecting stations except for those in the Serranía de San Jacinto, which are shown in Figure 4. The time of my visit and the number of specimens collected at each locality are also given.

Information on additional collecting stations in our study area and in other parts of Colombia can be obtained from the detailed gazetteer prepared by De Schauensee (1948—1952, pp. 278—342 and 1124—1139). Nicéforo Maria & Olivares provided a useful list of Colombian locality records published since the appearance of De Schauensee's catalogue (Nicéforo Maria et al. 1964: 5—6).

Acandí, Dep. Chocó (no. 31): A small town on the western shore of the Gulf of Urabá. Collections come from the forested hills and partially cleared lowlands near the town. March 1959 (33 specimens).

Catival, Dep. Córdoba: An old Indian name for a site southwest of Planeta Rica and a few miles northwest of Ciénaga San Lorenzo. Only remnants of forest remain today along some of the hills in this open area.

Cerro Quía: The forested ridge that forms the boundary between Departamento Chocó, Colombia, and Panamá at the southern end of Cerro Pirre. Dr. P. Galindo here collected birds for the U. S. National Museum, Washington.

Charrura, Quebrada (=creek), Dep. Córdoba (no. 6): A small western tributary of the upper Río San Jorge and approximately 80 km south of Montería. Located near the present northern limit of forests that connect the Urabá-Sinú forests with those of the humid middle Magdalena Valley (Pl. 2, Fig. 2). May 1960 (41 specimens).

Colosó, Dep. Bolívar (Fig. 4): A village near the southern end of the Serranía de San Jacinto, about 30 km east of Tolú.

Frasquillo, Dep. Córdoba (no. 8): A small village on the eastern bank of the upper Río Sinú above the first rapids; about 12 km below the mouth of the Río Verde and close to the larger village of Tukurá. The area is rapidly being deforested along the banks of rivers and creeks, although much of the hilly and mountainous terrain remains forested (Pl. 3 and 4). 7—19 June 1963 (53 specimens).

Jaraquiel, Dep. Córdoba: A small village on the west bank of the Río Sinú, about 10 km south of Montería, where M. A. Carriker, Jr. collected for the Carnegie Museum, Pittsburgh, in 1916. No forests remain in this area today.

La Raya, Dep. Bolívar: A village on the right bank of the lower Río Cauca in open country. Partially wooded hills are found around Ciénaga de La Raya; more extensive forests exist 30 km to the east, in the Serranía de San Lucas.

Mutatá, Dep. Antioquia (no. 27): A small village on the Turbo road located at the western base of the Serranía de Abibe about 100 m above sea level. Large areas have been deforested around this village. Hills and mountain slopes are still covered with unbroken forest. A road in a northwesterly direction to Pavarandocito, following the western bank of the Río Sucio, was under construction at the time of my visit and was traverseable through uninhabited forest for about 5 km (Pl. 2, Fig. 1). A collection totaling 205 specimens (77 species) was made along this road (130 m above sea level) between 4 and 16 August 1966.

Nazaret, Dep. Córdoba: A collecting station of M. A. Carriker, Jr. in partially cleared country of the upper Sinú Valley, 19 km northwest of Tierra Alta (De Schauensee 1948—1952: 1133).

Pavarandocito, Dep. Antioquia (no. 26): Birds were taken opposite this village about 1 to 3 km south of the Río Sucio, in unbroken forest. 2—5 February 1965 (29 specimens).

Quebrada Salvajín, Dep. Córdoba: A small Indian farm and collecting station of M. A. Carriker, Jr. on the west bank of the Río Esmeraldas, near the mouth of the Quebrada Salvajín and a short distance above the point where the Río Esmeraldas joins the Río Sinú (Charriker 1955: 63; Wetmore 1965: 460). The area is densely forested.

Río Chigodoró, Dep. Antioquia (no. 23): Birds were collected close to the base of the steep slope of the Serranía de Abibe in forested country with only a few scattered clearings. 2—8 April 1964 (45 specimens). Five kilometers below our camp the river reaches the extensive banana plantations of the deforested plains along the Turbo road.

Río Cope, Dep. Antioquia (no. 17): A small river emptying into the Gulf of Urabá about 8 kilometers north of Turbo. The river valley is covered with dense second growth and plantations, while the surrounding hills are forest-covered. 17—20 April 1964 (44 specimens).

Río Currulao, Dep. Antioquia (no. 20): Six skins were collected where this river leaves the forested hills and reaches the deforested level plains near the Turbo road. February 1959.

Río Guadualito, Dep. Antioquia (no. 19): A small river about 10 kilometers southeast of Turbo. Collections were made in the forested hills, where the river reaches the open level plains near the Turbo road. February 1959 (56 specimens).

Río Imamadó, upper Río León, Dep. Antioquia (no. 24): A small collection was made in the foothills of the densely forested Serranía de Abibe at an elevation of around 350 meters above sea level. The area is partially cleared. 9–12 April 1964 (43 specimens).

Río Juradó, Dep. Chocó (no. 39): The forest is more or less cleared along this river from just above the mouth of the Río Jampavadó to the village of Juradó which is located on the coast. The upper part is a rough forest stream with numerous short rapids and only widely scattered small clearings and Indian dwelling sites along the banks. The surrounding rugged basalt ridges are heavily forested down to the coast line. I crossed the rather low range that separates the upper Río Juradó and upper Río Salaquí on a foot trail in about five hours. Birds were collected mainly close to the mouth of the Río Jampavadó in forests and partially cleared land. 21–27 March 1965 (30 specimens).

Río Mulatos, Dep. Antioquia (nos. 13 and 14): In 1959, it remained in its middle and upper course a lonely forest stream; the banks are now being deforested by settlers coming in from the north. A few clearings are already found in the headwaters southeast of Turbo. January 1959 (30 specimens); 21–29 January 1965 (41 specimens).

Río Murri, Dep. Chocó (no. 45): The small village of La Playa is located on the lower part of this river in the swampy Atrato Valley. The river is uninhabited in the forested foothill zone of the Western Cordillera. Several birds were collected in these foothills close to the mouth of the Río Pavarandó, a small northern tributary. 15–16 March 1965 (11 specimens).

Río Napipí, Dep. Chocó (no. 44): The banks of this small and narrowly meandering river are cleared by rice-growing settlers far upstream. I camped for several days at the upper part close to the mouth of the Río Doguadó, where the Napipí leaves the rugged basalt ridges to the west. These densely forested ridges represent the southern extension of the Serranía de los Saltos and separate the headwaters of the Río Napipí from the Pacific coast. The country along the upper Napipí River is forested with only a few small clearings along the river banks inhabited by Chocó Indian families. 26 February–2 March 1965 (45 specimens).

Río Salaquí, Dep. Chocó (no. 38): The uppermost portion, flowing southward, follows the western base of the Serranía de los Saltos and forms a forested swampy valley which is still uninhabited. The basalt ridge of the Serranía de los Saltos rises northward to connect with the Mt. Pirre massif across the Panamanian border. The Río Salaquí crosses the basalt ridge in a narrow rocky canyon just below the mouth of the Río Jurachirá. Farther east the river splits into numerous small channels, where it reaches the swamps and marshes of the lower Atrato Valley. Birds were taken in the forests at the eastern base of the Serranía de los Saltos near the last westernmost clearings encountered along the Río Salaquí (Pl. 1, Fig. 1). 4–8 March 1964 (30 specimens).

Río Tanela, Dep. Chocó (no. 34): A river on the eastern slope of the Serranía del Darién which, in its upper half, flows through uninhabited forests. Collections come from the forest in the area where the trail to the Río Tolo leaves the bed of the Tanela River. Elevation is around 100 meters in this area. March 1959 (93 specimens).

Río Tarazá, Dep. Antioquia: A small river that joins the lower Río Cauca opposite Cáceres in the Municipio Ituango.

Río Tolo, Dep. Chocó (no. 32): A river on the eastern slope of the Serranía del Darién that empties into the Gulf of Urabá near the town of Acandí. March 1959 (10 specimens).

Río Truandó, Dep. Chocó (no. 42): The headwaters of this river are close to the Pacific Ocean near Cupica. It is joined from the north by the Río Nercua just before cutting through the Serranía de los Saltos in an easterly direction. After crossing this basalt ridge in a rocky canyon it reaches the extensive Atrato swamps. Except for a lumber camp no houses or clearings are encountered until one reaches La Nueva, a small village in the swamps close to the Atrato River. Birds were collected in the forests at the eastern base of the Serranía de los Saltos (Pl. 1, Fig. 2). 11–15 March 1964 (41 specimens).

Río Tulapa, Dep. Antioquia (no. 16): A few settlers had opened small clearings in the semi-evergreen forest covering the hilly terrain northeast of Turbo during the time of my visit in January 1959 (15 specimens).

Río Uva, Dep. Chocó (no. 46): A rough forest stream, on the eastern slope of the Baudó Mountains, with many rapids along its course. The area is densely forested. A few Indian families live in widely scattered small clearings. At one such dwelling site near the Río Bojayá I camped for a week. 7–12 March 1965 (66 specimens).

Ríosucio, Dep. Chocó (no. 37): A village on the eastern bank of the Atrato River at the mouth of the Río Sucio, surrounded by large swamps. Behind the village, firm ground with secondary forest and abandoned plantations exists for some distance. 2–3 March 1965 (10 specimens).

Sautatá, Dep. Chocó (no. 36): An abandoned sugar plantation. The extensive clearings are now devoted to cattle raising. Collections were made mostly along the Río Sautatá above the Hacienda in forested terrain and around the clearings. March 1959 (67 specimens).

Serranía de San Jacinto, Dep. Bolívar (Fig. 4): A series of hills and low mountains, 600 to 800 m elevation, representing the northernmost extension of the Western Andes. Rainfall here is considerably higher than in the surrounding open plains and may reach 1500 mm per year. Remnants of the original forest cover (Moist to Dry Tropical Forest) remain along some of the deeply incised valleys. Coffee forests with the Avocado tree (*Persea americana* Mill.) used as shade cover for the coffee bushes are found in parts of the area. The rest of the country has been fairly well cleared, although in many places it has grown back as entangled and low second growth. We collected 230 specimens in this range in September 1960 and from January through March 1961. Collecting stations are (Fig. 4): María La Baja; Arroyo (=creek) Playón; San Cristóbal; Arroyo Cacao; San Juan Nepomuceno; San Jacinto; San Isidro; Cansona; San Carlos; Arroyo Camaroncito; Lázaro; Arroyo Tigre; Palmira.

Socarré (Socorro), Dep. Córdoba: A collecting station of M. A. Carriker, Jr. and P. Hershkovitz on the upper Río Sinú, about 2.5 km below the mouth of the Río Verde, in forested hilly terrain.

Tenche, Dep. Bolívar: A village on the left bank of the lower Río Cauca some 75 kilometers from its confluence with the Río Magdalena. The area is largely cleared and devoted to cattle raising. However, on small hills along the right river bank the original forest vegetation (which covers the mountains to the east) is still preserved. July 1960 (21 specimens).

Tierra Alta, Dep. Córdoba (no. 7): A village on the eastern bank of the Río Sinú, near the southern end of the wide cultivated valley. Forested hills and mountains occur several kilometers to the south of Tierra Alta.

Tilupo, Dep. Chocó: Five specimens were collected along the Tilupo River, 10 kilometers north of Sautatá (no. 36). February 1959.

Titumate, Dep. Chocó (no. 33): A small fishing village on the rocky western shore of the Gulf of Urabá. March 1959 (7 specimens).

Turbo, Dep. Antioquia (no. 18): A small town behind the mangroves lining the southern portion of the Gulf of Urabá and surrounded by extensive clearings and open plantations. 33 specimens were collected along the beaches, in remnant humid forest, and in open country. February 1959.

Unguia, Dep. Chocó (no. 35): A village at the base of the forestcovered Serranía del Darién just west of the Atrato delta. Collections were made in the forested hills west of the village. March 1959 (35 specimens).

Villa Arteaga, Dep. Antioquia (no. 25): A village on the Turbo road, 70 km SSE of the Gulf of Urabá. This forested area is partly cleared along the Turbo road and the lower slopes of the Serranía de Abibe.

Yatí, Dep. Bolívar: A village on the bank of the Brazo de Loba (lower Río Magdalena), 15 kilometers north of the town of Magangué, and located in the open and partially inundated plains along the lower Río Magdalena. March 1961 (24 skins).

11. Annotated List

The bird collection treated below consists of 1418 specimens from the tropical lowlands of northwestern Colombia and was assembled by the author between 1959 and 1966. Four hundred specimens have been deposited at The American Museum of Natural History, New York. The Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional, in Bogotá (Colombia) received 397 specimens taken in the Urabá region and 316 specimens from northern Colombia. 205 specimens from Mutatá, Dep. Antioquia and 100 specimens from the Urabá region have been deposited in the Zoologische Staatssammlung, München, Germany. Preliminary lists of parts of the collection have been published by Haffer (1959, 1967 c) and Haffer & Borrero (1965). This information is here summarized and treated together with the data obtained between 1963 and 1965. Additional species recorded from northwestern Colombia which I did not collect, have been listed by De Schauensee (1948—1952, 1950 b).

The length and width of the larger testis for males and the diameter of the largest follicle for females, e. g. ♂ (5 x 3 mm), ♀ (2 mm), is indicated for each specimen of the Urabá collection assembled between 1963 and 1965. No dates of collection are mentioned in the species accounts, because I remained only a few days at each collecting station. These dates can be found in the preceding list of localities. English names and the sequence of species follow De Schauensee (1970).

I stated above (p. 50) my position regarding the ambiguous nature of "subspecies". Nevertheless, I used trinomials throughout the species list below following current tradition. Whenever possible I provided some information on the population structure of the various species and on the nature of "subspecies" under discussion. Subspecific names are nothing but labels for convenient cataloguing by the taxonomist and convey very little biological information other than the indication that a particular "subspecies" differs from another population (or populations) designated by another subspecies name. "Subspecies" proved useful in breaking away from the typological tradition of the species concept and "is a convenient means of classifying population samples in geographically variable species, in particular in those with phenotypically distinct geographical isolates" (Mayr 1963: 349). The subspecies concept is basically still typological if the erroneous assumption is made that subspecies represent uniform subdivisions of species and can be defined objectively. To further our understanding of species, i. e. their composition and interaction, we must study population structure and superspecies, not "subspecies" as Ernst Mayr (1959, 1963) has emphasized repeatedly. A new level of taxonomic insight is only reached if subspecific determination is no longer considered an end in itself. We need analyses of continuous or stepped clines in Colombia, of hybrid zones, geographical isolates, etc. Labeling the various differing populations of a given species by means yet to be devised (e. g. letters, numbers, ratios, etc.) may eventually replace, or be combined with, the less flexible system of "subspecies".

A large number of species listed below also occur in Middle America. For this reason the publications of Chapman (1928, 1929, 1935, 1938), Eisenmann (1952) and Wetmore (1965, 1968, 1972) on Panamá as well as Skutch (1954, 1960, 1969, 1972) and Slud (1964) on the avifauna of Costa Rica should be consulted for data on general behavior, nesting, voice, and other biological aspects of many species of northwestern Colombia. The books by Chapman (1929, 1938) on the bird life of Barro Colorado Island in the Panamá Canal Zone provide an excellent introduction to the avifauna of the trans-Andean lowlands.

T i n a m i d a e

Common species in northwestern Colombia are the **Great Tinamou**, *Tinamus major saturatus* (Río Mulatos 1 ♂; Río Tanela 1 ♂, 1 ♀), of the forest floor and the **Little Tinamou**, *Crypturellus soui*, which inhabits dense thickets along river valleys and around clearings. Specimens of the latter species from west of the Gulf of Urabá (e. g. Acandí 1 ♀, *C. s. harterti*) have the chest more intensively colored and less ferruginous than birds from east of the Gulf (Río Multatos 1 ♀, *C. s. caucae*; additional records of this form from northwestern Colombia are given by De Schauensee 1948—1952, 1950 b and Blake 1955). The population inhabiting the hills along the lower

Río Cauca is typical of *C. s. caucae* (specimens from Norosí and La Raya in the Bogotá collection). A male which I collected near the base of the Serranía de San Jacinto at San Juan Nepomuceno, Dep. Bolivar, has buffy underparts and less rufescent wing coverts. It is phenotypically close to the pale form *C. s. mustelinus* which inhabits the dry hilly area near the Caribbean coast including portions of the Guajira Peninsula (Marinkelle 1970). The population near San Juan Nepomuceno may be intermediate between typical *caucae* and *mustelinus*, as another bird from this locality has been referred to *caucae* by Blake (1955) and presumably is more intensively colored than our specimen.

A widespread species of the superhumid forest in the Pacific lowlands of Colombia is dark gray **Berlepsch's Tinamou** (*Crypturellus berlepschi*), a representative of the Amazonian species *C. cinereus* (Fig. 12 A). I have heard frequently the song of what was most probably *C. berlepschi* in the forest near Mutatá; Blake (1955) reported this species from Villa Arteaga, not far from Mutatá. Berlepsch's Tinamou is missing from the less humid Urabá region and from northern Colombia.

Another western Colombian endemic species is the **Chocó Tinamou** (*Crypturellus kerriae*), which had been known until recently only from a male and a female collected in the Baudó Mountains of the central Chocó region (Wetmore 1950). Wetmore et al. (1972) identified it also in the hills along the Panamanian border with Colombia (Cerro Quía, Fig. 15 A). I did not collect this rare species in the Urabá region.

The **Colombian Tinamou** (*Crypturellus columbianus*) is restricted to the deciduous woodland and seasonal forests of northwestern Colombia (Nechí Valley, upper Sinú Valley, Serranía de San Jacinto; Fig. 20 A; De Schauensee 1950 b, Blake 1955). It is missing from the humid Pacific forests. *C. columbianus* was thought to be related to *C. noctivagus* and *C. cinnamomeus* by De Schauensee (1950 b) and to *C. boucardi* of Middle America by Blake (1955). P. Schwartz, E. Blake and E. Eisenmann (pers. comm.) now believe this form to be a race or close ally of *C. erythropus* of northern Amazonia and Venezuela being connected by *C. idoneus* and *C. saltuarius* of northern Colombia (Fig. 20 A). Carriker (1955) also reached the conclusion that the northern Colombian species *C. columbianus*, *saltuarius*, and *idoneus* are very closely related based on the identical or very similar mallophagan fauna. Wetmore (1950) originally thought *C. saltuarius* to be related to *C. kerriae* and Mayr (1957) designated it a subspecies of *C. kerriae*.

Water and Sea Birds

Birds observed along the sea shores and water courses of northwestern Colombia include the following: *Sula leucogaster* was common along the rocky Pacific coast. I saw this bird frequently in March 1965 on and around the islets that dot the coastal waters from Bahía Solano north to Juradó.

It was also found at the western coast of the Gulf of Urabá near Titumate and Acandí. A nesting colony exists on Isla Tonel near the Panamanian border (Wetmore 1965 b: 58).

The cormorant *Phalacrocorax brasilianus* is very common along all rivers, wide or small, of the region. *Anhinga anhinga* is also frequently seen but appears to be restricted to large rivers such as the Río Atrato and the Río Sinú.

Among the egrets, storks, and bitterns, I observed or collected in the Urabá region and along the Sinú River *Ardea cocoi*, *Butorides v. virescens* (Turbo 1 ♂, imm., 10 February 1959), *B. s. striatus* (Turbo 1 ♀), *Florida caerulea caerulea* (common, Turbo 1 ♂), *Casmerodius albus egretta* (common), *Leucophoyx t. thula*, *Mycteria americana* (Sinú Valley), *Bubulcus ibis* (Sautatá 1 ♀; this immigrant species has occupied almost all open areas in Colombia); *Tigrisoma lineatum* (observed along several forest streams of the Urabá region).

The **Boat-billed Heron** (*Cochlearius cochlearius*) occurs locally along rivers in northwestern Colombia; I did not obtain specimens. The *zeledoni* subspecies group of this heron is known throughout Panamá, except along the Río Jaqué in southwestern Darién, and extended its range eastward across the Colombia border at least to Acandí (*C. c. panamensis*; see Wetmore 1965). On the other hand, the South American subspecies, *C. c. cochlearius*, has been collected along the Pacific coast at Nuquí and Río Jaqué, Darién. It remains unknown whether or not both groups are in contact and, if so, whether they hybridize. Middle American *zeledoni* and South American *cochlearius* may have to be considered specifically distinct (De Schauensee 1948—1952: 364, 1145).

The **Northern Screamer** (*Chauna chavaria*; Sautatá 1 ♀) is quite common in the marshes of the lower Magdalena and Sinú Valleys as well as in the extensive marshes and swamps of the lower Atrato Valley, where I encountered frequently pairs on low trees or feeding on the ground only several hundred meters apart. This species had not been reported by previous authors from the Atrato region.

Aramus g. guarauna (Sautatá 1 ♂) was observed occasionally in the Sinú Valley, along the Río Atrato, and near Unguía.

Among the woodrails, *Aramides c. cajanea* (upper Río Sinú, mouth of Río Nain 1 ♂, 9 × 3 mm) is a fairly common bird which I heard along the Ríos Mulatos, Nain, and near Unguía and Acandí. Its characteristic call, usually uttered as a duett in the early morning and in the evening, is a loud series *gitigak gitigak gitigak* repeated five to ten times and followed by a subdued *googoogoo* The local name in the Urabá region is Cheleka. This species appears to be much rarer along clear forest streams, for I have not heard its voice along rivers in the Pacific forest, e. g. the

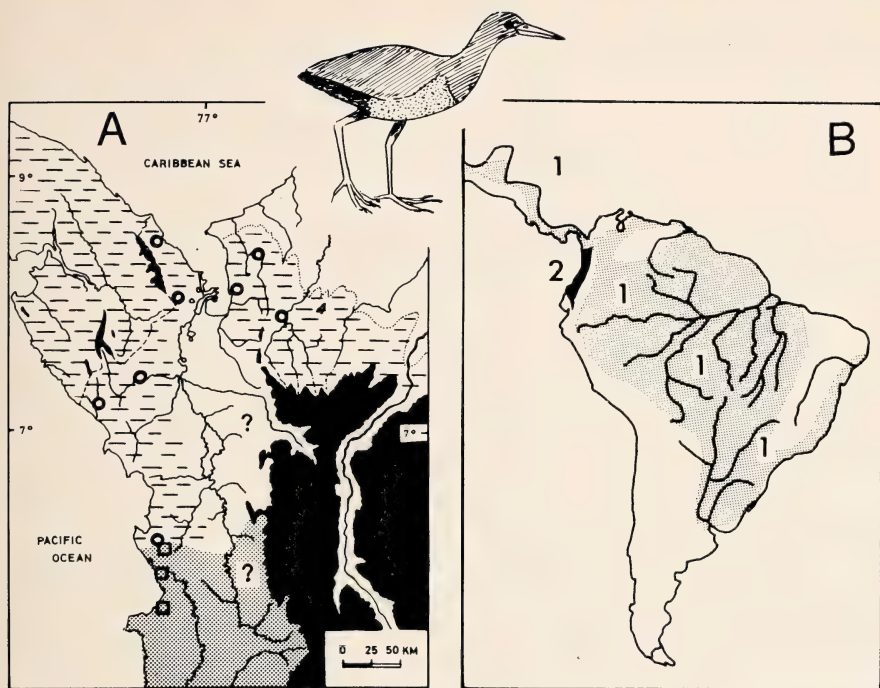


Fig. 27: Distribution of the woodrails, *Aramides cajanea* superspecies.

Explanation: **A** Distribution of *A. cajanea* and *A. wolli* in northwestern Colombia and easternmost Panamá¹⁾. Dashed area and open circles — *A. c. cajanea*. This bird is common in eastern Panamá, where no individual records are plotted. Shaded area and open squares — *A. wolli*. **B** Generalized distribution of *A. cajanea* (1, shaded area) and *A. wolli* (2, solid area).

upper Río Truandó, Río Uva or the Río Murri. It has been reported in the lower Atrato Valley from the Río Salaquí and from the Alto del Buey region in the Baudó Mountains (De Schauensee 1948—1952). *A. cajanea* is widespread east of the Andes and in Middle America but is replaced from the central Chocó region to the south by its close relative *Aramides wolli*, a form also recorded from the Alto del Buey in the central Chocó (Fig. 27). This, however, does not prove sympatric breeding of these two allied species. A detailed study of their zone of contact is needed to clarify their interrelationship and taxonomic status. *A. wolli* has a somewhat heavier bill and a more richly colored back, which is chestnut brown or olivaceous brown in *wolli* and olive in *cajanea*.

¹⁾ Locality records shown on this and the following maps are taken from Wetmore (1965—1972) for eastern Panamá and from De Schauensee (1948—1952) and Haffer (this publication) for northwestern Colombia. Mountains above 1000 m elevation are in black. The stippled line east of the Gulf of Urabá indicates the present eastern limit of humid forest.

Laterallus exilis is known from a few scattered localities in Colombia (Nicéforo-Maria 1948: 202, de Schauensee 1948—1952: 170). I found a pair and collected the female in an extensive open marsh in the lower Atrato Valley, 5 km upstream from Sautatá. *Porphyrola martinica* (Sautatá 1 ♀) was also encountered in this region, where *Jacana jacana hypomelaena* is very common (Atrato, Sinú River).

I observed *Heliornis fulica* in a small pond of the Río Doguadó which empties into the upper Río Napipí in densely forested terrain. Another specimen was caught near Riosucio on the lower Río Atrato.

The **Sunbittern** (*Eurypyga helias major*) is fairly common in forested areas of northwestern Colombia, where I observed it east of the Gulf of Urabá along the Ríos Mulatos, Guadualito, Currulao, Grande, Zungo, near Mutatá (1 ♂) as well as near Titumate on the western shore of the Gulf. It is missing from the forest of the Chocó region.

Vanellus chilensis is common in the open Sinú Valley and was occasionally observed near Turbo. Migrating waders seen or collected on the beaches around Turbo include *Squatarola squatarola*, *Charadrius semipalmatus*, *Tringa flavipes*, *T. solitaria*, *Actitis macularia*, *Catoptrophorus semipalmatus*, *Arenaria interpres*, and *Calidris mauri* (see Haffer 1959).

Cathartidae

The common species in and around villages and towns is *Coragyps atratus*. *Cathartes aura* is seen frequently along the forest streams. In March 1959, I saw large flocks of this species composed of over 100 individuals along the Río Tolo near Acandí on the western side of the Gulf of Urabá. These flocks may have been migrating birds of the northern nominate subspecies. The **King Vulture** (*Sarcoramphus papa*) is also widespread; I observed it near Turbo and along the rivers Mulatos, Tulapa, and Broqueles as well as at other localities in the upper Río San Jorge and lower Río Cauca Valleys.

Accipitridae

Among the species of hawks observed or collected are the following: *Elanus leucurus* was seen in February 1959 over pastures near Turbo. This species has expanded its range considerably and has become much more common in Middle America in recent years (Eisenmann 1971).

Gampsonyx swainsonii leonae (Turbo 1 ♂, Mutatá ♂), *Rostrhamus s. sociabilis* (Unguía 1 ♂); *Ictinia plumbea* (Unguía 1 ♂, 1 ♀; Quebrada Charrura 1 ♂); *Buteo magnirostris insidiatrix* (Río Tulapa 1 ♂, Turbo 1 ♂) is common along edges of forest and thickets; *Buteo n. nitidus* (Sautatá 1 ♀, Río Tanela 2 ♀, Mutatá 1 ♂, Quebrada Charrura 1 imm.); *Leucopternis semiplumbea* (Río Tulapa 1 —); *Heterospizias m. meridionalis* (Río Guadua-

lito 1 —); *Buteogallus u. urubitinga* (Río Mulatos 1 ♂); *Buteogallus anthracinus* (Río Guadualito 1 ♂, Unguía 1 ♀); *Harpia harpyja* (Río Napipí 1 ♀, Río Mulatos 1 ♀). I did not obtain specimens of two interesting hawks, *Leucopternis albicollis* and *L. plumbea*, which De Schauensee (1950 b) reported from Quimarí in the upper Sinú region (Fig. 12 B).

Helicolestes hamatus (Temminck)

Slender-billed Kite

Specimens: Unguía 1 —; Río Truandó 1 ♀ (1.5 mm); in both specimens iris yellow, cere and feet orange. *Taxonomy*: Monotypic. Spottily distributed from Amazonia to eastern Panamá.

The status of the Slender-billed Kite, of spotty distribution in northern Colombia, is not yet known. According to Hellmayr & Conover (1949) only one record from Antioquia was extant when I collected a specimen near Unguía, west of the mouth of the Atrato River (Haffer 1959). The female from the Río Truandó is the third specimen collected in Colombia. Meanwhile Wetmore (1962, 1965 b) recorded two individuals of this hawk from the upper Tuira basin in extreme eastern Panamá near the Colombian border. It now appears that this interesting species is not excessively rare along some of the swampy forest streams of the lower Atrato Valley and in the adjacent Tuira basin. I encountered this species along shady banks of forest rivers sitting about two meters high on horizontal branches. The lower Atrato Valley appears to be ecologically similar to the area in Surinam, where Haverschmidt (1959) observed the breeding of this species, although the open swamps and the swamp forest are more extensive in northwestern Colombia.

Falconidae

A noisy and conspicuous bird of the forests around the Gulf of Urabá is the **Red-throated Caracara** (*Daptrius americanus*; Río Tanela 1 ♀), which I observed also in the Serranía de San Jacinto and near Coveñas on the Caribbean coast in open hilly terrain with only small scattered patches of secondary growth. The loud calls *cacáo . . . caca . . . cáo . . .* remind one more of a gallinaceous bird than a raptor. De Schauensee (1950 b) reported the forest falcons *Micrastur mirandollei* and *M. ruficollis* from Quimarí in the upper Sinú region.

Species of unforested areas that followed large clearings and entered the forested Urabá region include, e. g., *Herpetotheres cachinnans* (Plate 5, Fig. 1), *Milvago chimachima* (Turbo 1 ♀), *Falco ruficularis petoensis* (Turbo 2 ♂, 1 ♀), and *F. sparverius* (Río Guadualito 1 ♀, 1 —; Río Mulatos 1 ♀).

Cracidae

Ortalis cinereiceps chocoensis De Schauensee

Gray-headed Chachalaca

Specimens: Sautatá 1 ♂, 1 ♀; Juradó 1 ♀ (4 mm). *Taxonomy*: Middle American *O. cinereiceps* consists of a series of clinally related subspecies *O. c. frantzii*-

Plate 5



Fig. 1: Laughing Falcon, *Herpetotheres cachinnans*, at a large forest clearing. Foto J. I. Borrero.



Fig. 2: Lemon-browed Tanager, *Chlorothraupis olivacea*, inhabits the understory of the trans-Andean forests. Foto J. I. Borrero.

cinereiceps-mira-chocoensis (Vaurie 1965). Allopatric with *O. garrula* of northern Colombia.

The Gray-headed Chachalaca is quite common in thickets and secondary growth around the large clearings of Sautatá on the lower Atrato River. I also observed flocks of ten to twenty individuals around Titumate and Acandí near the western shore of the Gulf of Urabá as well as at Juradó on the Pacific coast. De Schauensee (1950 a) reported this bird from the Río Salagüí and I saw a group of five birds along the Río Napipí, presently the southernmost record of this species in western Colombia (Fig. 28).

Ortalis garrula (Humboldt)

Chestnut-winged Chachalaca

Specimens: None. *Taxonomy:* Monotypic and endemic in northern Colombia; parapatric with *O. ruficauda*; allopatric with *O. cinereiceps* (Fig. 28).

I have frequently heard and observed this noisy bird in the upper Sinú Valley. It gives a conspicuous, loud, far-carrying chorus which starts low and increases in loudness and may end rather abruptly. According to the local people the female asks the male "Se cae la casa?" and the male answers "No se cae, no se cae!" in rapid succession, which imitates the song rather well.

The Chestnut-winged Chachalaca is common in dense thickets and tall second growth of northern Colombia (Fig. 28), entering clearings in the upper Sinú Valley. As of 1966 it had not yet reached the Río Verde, a western headwater stream of the Río Sinú. No chachalaca is found in the

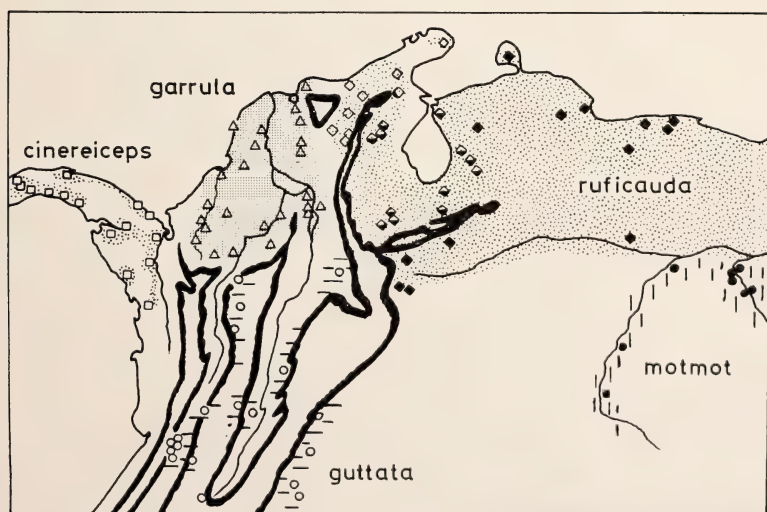


Fig. 28: Distribution of the Chachalacas, *Ortalis motmot* superspecies, in north-western South America (modified from Vaurie 1965). Mountains above 1000 m elevation are outlined in black.

forest region between the Sinú River and the Gulf of Urabá. The situation may change in the near future, as these forests are rapidly being destroyed, leading to a great range expansion in the Sinú population of *O. garrula*.

I saw chachalacas, but unfortunately did not obtain specimens in 1964 and 1965 near Turbo and near Currulao, east of the Gulf of Urabá where large clearings appeared during the banana boom of 1962—1965. I assume that these are advance colonists of *garrula* that may have followed cleared land along the Caribbean coast. Or they might be colonists of *cinereiceps* from across the Atrato River.

The tall swamp forest and dense palm and grass swamps found south of the Gulf of Urabá probably are ecologically unsuited to any chachalaca. I believe that *cinereiceps* and *garrula* are essentially separated by a distributional gap, which, however, is rapidly being bridged. The Obaldía specimens and the "intermediate" bird from Tierra Alta on the upper Río Sinú discussed by De Schauensee (1950 b), Vaurie (1965) and Wetmore (1965 b: 306) may indicate occasional introgression. However, I think these specimens can be used neither as evidence for overlapping ranges of good species (as by Wetmore) nor as evidence for the existence of a broad "zone of secondary intergradation" (as by Vaurie). There simply are no chachalacas in the area where they are supposed to overlap or hybridize. I think *cinereiceps* and *garrula* represent two allopatric populations whose designation as subspecies or species cannot be based on existing field evidence. The birds themselves may answer this problem once they are in broad contact after continued clearing of the forests in Urabá.

If *Ortalis ruficauda* of northern Venezuela and *Ortalis garrula* are considered specifically distinct (both must be in direct contact in northeastern Colombia, yet must remain parapatric), the same treatment should be given *Ortalis cinereiceps* and *O. garrula*, particularly if the similarity and dissimilarity, respectively, of the voice is also taken into consideration. Certainly, *cinereiceps* and *garrula* originated in widely separated areas.

I suspect that the single male collected by Marinkelle (1970) at the base of the Serranía Macuira, Guajira Peninsula, represents *O. ruficauda lamprophonia* Wetmore (1953) rather than *O. garrula* as reported.

Penelope purpurascens aequatorialis Salvadori & Festa

Crested Guan

Specimens: Mutatá 1 ♂, 1 ♀. *Taxonomy:* *P. p. aequatorialis* is a clinal form of this trans-Andean species. Parapatric with *P. jacquacu* of Amazonia.

A fairly common species in the forests of northwestern Colombia but much hunted for its meat. This widespread guan occupied the entire trans-Andean forest region north to Mexico and east to the mouth of the Orinoco River.

The smaller Baudó Guan (*P. ortonii*) is a species of the Chocó forests and has not been found near the Gulf of Urabá (Fig. 21 A).

Crax alberti Fraser

Blue-billed Curassow

Specimen: San Juan Nepomuceno 1 ♂. *Taxonomy*: Monotypic. Endemic species of northern Colombia. In contact with *C. rubra* (Fig. 29).

The Blue-billed Curassow is the northern Colombian allospecies of the *Crax rubra* superspecies and inhabits parts of the upper Sinú region (Socarré, Quimarí), where it meets *C. rubra* (Fig. 29). *C. alberti* is known also from the upper San Jorge Valley (Catival), the lower Cauca region (Río Nechí, Valdivia), the western side of the humid Magdalena Valley (Volador and 20 km west of Honda) as well as from isolated forests near the Caribbean coast, such as those along the northern base of the Sierra



Fig. 29: Distribution of the Black Curassows, *Crax rubra* superspecies, in north-western Colombia.

Explanation: Solid circles and shaded area — *C. rubra*. Open squares and stippled area — *C. alberti*.

Nevada de Santa Marta and in the Serranía de San Jacinto (Fig. 20 B); see Vaurie (1967). It is still present in small numbers in the Serranía de San Jacinto but is becoming very rare. We collected an adult male west of San Juan Nepomuceno and Blake (1955) reported this curassow from Colosó, in the southern portion of the Serranía de San Jacinto.

Crax "annulata" of the Santa Marta region is a color phase of female *C. alberti*, not a separate species (Vaurie 1967).

Crax rubra rubra (L.)

Great Curassow

Specimens: Río Mulatos 1 ♀; Río Tanela 1 ♀; Río Salaquí 1 ♂, 1 ♀. *Taxonomy:* This trans-Andean species forms clines of decreasing size and of female coloration northward in Middle America (Vaurie 1967). In contact with *C. alberti* in the Sinú region.

The Great Curassow is hunted wherever settlers cut new clearings. It soon becomes shy and retiring. The bird is found throughout the humid lowlands of Middle America and western Colombia to northwestern Ecuador. It also inhabits the eastern shores of the Gulf of Urabá, where it is known from several localities in the valleys of the Río Mulatos, Río Currulao, and Río Naín (Blake 1955, Haffer 1967 b). Farther east in the upper Sinú-Mulatos region, *C. rubra* meets the parapatric *Crax alberti*, a close relative of the northern Colombian forests (Fig. 29, 20 B). These species were reported from localities only a few kilometers apart without indication of interbreeding. It has been claimed that their ranges overlap in the upper Sinú region (Vuilleumier 1965) which, however, is not known to be the case. Presumably, *Crax rubra* and *C. alberti* exclude each other geographically as a result of ecologic competition. Field evidence is needed to substantiate this assumption.

Phasianidae

The **Marbled Wood-Quail** (*Odontophorus gujanensis*) forms coveys consisting of 5 to 8 birds on the forest floor in the lower Atrato Valley and in the Urabá region, but does not range south into the wet Chocó region possibly because of ecological reasons. The southernmost records of this species in the Atrato Valley are from the Río Salaquí, Murindó (De Schauensee 1948—1952), and the Río Truandó, where I heard the characteristic "corco-vao" call. Skutch (1947) published a life history study of this wood-quail.

Two other species of northwestern Colombia are *Odontophorus erythrops* (known from Juradó) and *Rhynchortyx cinctus* reported from the Pacific lowlands and eastward to Murucucú, Tarazá, and Volador in the Magdalena Valley (De Schauensee 1950 b, Wetmore 1965 b). I did not collect these wood-quails.

Columbidae

Columba cayennensis pallidicrissa Chubb

Pale-vented Pigeon

Specimen: Frasquillo 1 ♂ (14 mm). *Taxonomy*: *C. c. pallidicrissa* comprises populations from Mexico to northern Venezuela and Trinidad; probably clinally related to the Chocó form *C. c. occidentalis*.

Large flocks were observed occasionally near Sautatá and in the upper Sinú Valley near Frasquillo.

Columba goodsoni Hartert

Dusky Pigeon

Specimen: Mutatá 1 ♂ (7×4 mm), deposited at Acad. Nat. Sci. Philadelphia. *Taxonomy*: Monotypic (?). Endemic species of western Colombia—northwestern Ecuador.

The Dusky Pigeon is a bird of the humid Pacific forests (Fig. 21 B and 30). I found it in the lower Atrato Valley north only to Mutatá, where it was quite common in August 1966 (Haffer 1967 c). The typical call *hóó-goo-goo*

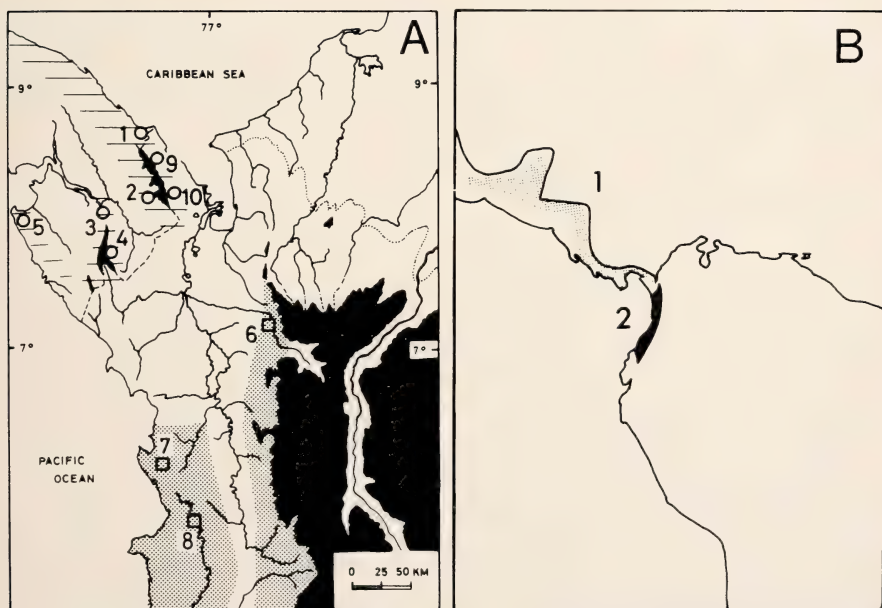


Fig. 30: Distribution of the *Columba nigrirostris* superspecies.

Explanation: **A** Distribution of *Columba nigrirostris* and *C. goodsoni* in northwestern Colombia and eastern Panamá. Dashed area and open circles — *C. nigrirostris*: 1 Puerto Obaldía, 2 Cerro Mali, 3 El Real, 4 Cerro Pirre, 5 Cerro Sapo, 9 Forest west of Acandí, 10 Headwaters of Río Cuti. Shaded area and open squares — *C. goodsoni*: 6 Mutatá, 7 Alto del Buey, 8 Río Baudó, **B** Generalized distribution of *C. nigrirostris* (1, stippled area) and *C. goodsoni* (2, solid area).

was heard frequently from the tree tops on sunny mornings. Mr. De Schauensee (pers. comm.) examined my specimen and concluded that it may belong to an undescribed subspecies because of certain color characters (underparts more gray, crown darker, rest of upper parts more liver color and less tinged reddish than in specimens from the central Chocó region).

The Middle American representative of *C. goodsoni* is the Short-billed Pigeon (*Columba nigrirostris*, Fig. 30) whose call Wetmore (1968) rendered as *oh-whit-mo-gó* and Eisenmann (1952) as *ho, cu-cu-cooo*. This species ranges from southeastern Mexico to Panamá inhabiting the lowlands and lower slopes of the mountains. It enters Colombian territory on the eastern slope of Mt. Tacarcuna (Wetmore 1965 a, 1968). *C. nigrirostris* and *C. goodsoni* may be separated by a distributional gap, as I have not found either of these pigeons in the less humid forests around the Gulf of Urabá.

A close relative of the species discussed above is *Columba subvinacea* which is a rare inhabitant of the northwestern Colombian forests. I did not encounter this species or *Columba plumbea* reported by De Schauensee (1950 b) from Quimari.

Columbina talpacoti rufipennis (Bonaparte)

Ruddy Ground-Dove

Specimens: Turbo 1 ♂; Unguía 1 ♀; Serranía de San Jacinto (Lázaro 1 ♀; Cansona 1 ♀). *Taxonomy*: This subspecies comprises populations from Mexico to Trinidad. The species is missing in the Chocó region.

This ground-dove is restricted to open areas in fairly humid regions, where it is quite common.

Leptotila verreauxi verreauxi (Bonaparte)

White-tipped Dove

Specimens: Sautatá 1 ♀; Serranía de San Jacinto (San Carlos 1 ♂). *Taxonomy*: This subspecies comprises populations from Nicaragua to Trinidad; not in contact with *L. v. decolor* of southwestern Colombia to northern Peru.

Common in fairly humid regions, where this dove inhabits thickets, secondary forest and forest borders.

I did not collect *Leptotila c. cassinii*, which is known from several localities in northwestern Colombia.

Geotrygon veraguensis Lawrence

Olive-backed Quail-Dove

Specimens: Río Napipí 2 ♂ (8×4, 7×4 mm). *Taxonomy*: Monotypic. Endemic species of the trans-Andean region (Costa Rica—Ecuador).

A trans-Andean quail-dove of the dark forest floor. Dr. E. O. Willis (pers. comm.) found it in wet ravines of the upper Río Verde region. The species is missing from the less humid forests around the Gulf of Urabá but it ranges along the wet foothills of the Western Andes to the lower Cauca Valley.

Psittacidae

Six species of **macaws** (*Ara*) occur in northwestern Colombia as follow: *Ara ararauna*, *A. militaris*, *A. ambigua*, *A. macao*, *A. chloroptera*, and *A. severa*. They are at least partially sympatric except for the two green macaws *Ara militaris* and *A. ambigua*. There is no definite specimen record of *A. macao* from the Urabá region. I observed *A. severa* in fairly open areas near Sautatá on the lower Atrato River. Like other Amazonian species, the macaws avoid the Wet and Pluvial Forests of the central Chocó region and none of them has been found south of the Baudó Mountains and the Nuquí region. I observed *A. ararauna* in the Atrato Valley south to the Río Salaquí. Isolated populations of *A. ararauna* and *A. ambigua* recur south of the Chocó region in the less humid seasonal forests of western Ecuador.

The green macaws *Ara militaris* and *A. ambigua* form a superspecies (Fig. 31). The differences between these species are not conspicuous but constant over their respective ranges. These differences may be summarized as follows (De Schauensee 1970, Forshaw 1973): *Ara ambigua* inhabits humid forests and has a larger bill than *A. militaris*; more yellowish green plumage; paler blue rump and uppertail coverts; basal part of central tail feathers more orange; forehead and feathered lines on lores scarlet, not red as in *A. militaris*. Forshaw (1973) reported the following measurements for 12 males of *A. a. ambigua*, left, and for 10 males of *A. m. militaris*, right:

wing	356—422 (391.6)	against	345—347 (360.1) mm
tail	330—468 (399.1)	against	375—419 (387.9) mm
exposed culmen	65— 81 (71.6)	against	53— 59 (56.9) mm

Wetmore (1968: 67) reported even longer tail feathers in seven males of *A. a. ambigua*: 387—481 (430) mm.

The above differences between *A. ambigua* and *A. militaris* in plumage color and measurements are also apparent in examples of these species from the Urabá region and from the Western Andes of Colombia, respectively, which I compared in New York (AMNH) and in Philadelphia (ANSP). *A. ambigua* and *A. militaris* may be in contact in the lower Cauca region of northwestern Colombia (Fig. 31), although this is not known to be the case¹⁾. Therefore it also remains unknown whether both species hybridize

¹⁾ De Schauensee (1950 b: 120) reported by a slip of the pen „*Ara militaris militaris*“ from the upper Sinú Valley (Quimari and Murucucú) together with *Ara ambigua*. Actually, De Schauensee's intention (pers. comm.) was to record *Ara chloroptera* (instead of *A. militaris*) in the cited publication. The collections at Philadelphia contain a male and a female of *Ara chloroptera* from Quimari but no specimens of *A. militaris* at all from Colombia.

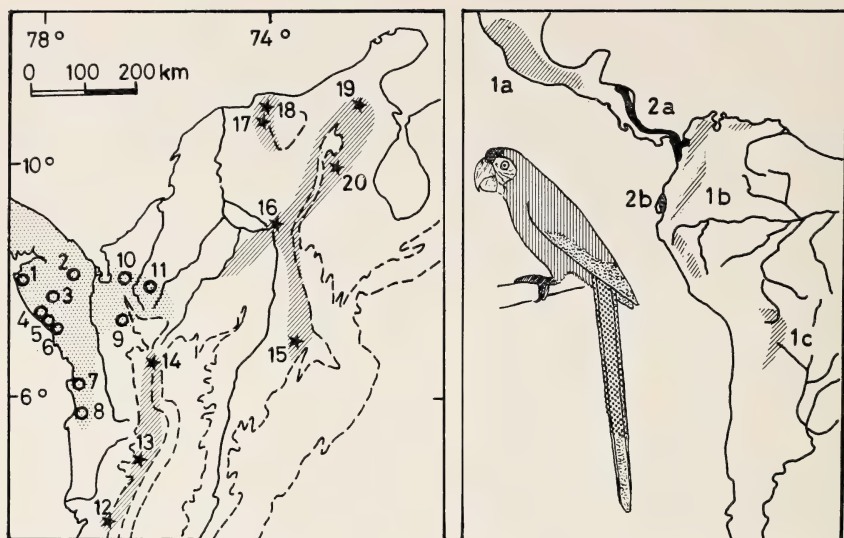


Fig. 31: Distribution of the Green Macaws, *Ara militaris* superspecies.

Left: Distribution of *Ara ambigua* and *A. militaris* in northern Colombia and easternmost Panamá. Open circles and stippled area — *Ara a. ambigua*. Panamá: 1 Garachiné; 2 Cerro Mali, Río Tacarcuna; 3 Cerro Pirre; 4 upper Río Jaqué. Colombia: 5 Juradó; 6 Río Nercua; 7 Baudó Mountains; 8 Nuquí; 9 Villa Arteaga (2 spec., USNM Washington); 10 Quimari; 11 Murucucú. Closed stars and hatched areas — *Ara m. militaris*. Colombia: 12 Cisneros; 13 Silencio; 14 Antioquia; 15 Chucurí; 16 El Banco; 17 Riofrio and Orihueca; 18 Bonda and Las Nubes. Venezuela: 19 Montes de Oca and El Bosque; 20 La Sierra. Dashed line delimits the Colombian Andes above 1000 m elevation.

Right: Generalized distribution of *Ara militaris* (hatched areas) and *Ara ambigua* (solid areas). 1 a *Ara militaris mexicana*. 1 b *A. m. militaris*. 1 c *A. m. boliviana*. 2 a *A. a. ambigua*. 2 b *A. a. guayaquilensis*. Both species are mostly green or yellowish green with a red or scarlet forehead, blue wings and orange red central tail feathers which are tipped with blue.

along a potential contact zone or whether they remain parapatric as a result of ecologic competition. Since their ecologic requirements differ to some extent (see below), they may not actually meet anywhere in northern Colombia.

The Green Macaws, *Ara militaris* superspecies, are widespread but of local occurrence. They have disappeared from large areas due to human activity and are now confined to the more remote forest districts. *Ara ambigua* inhabits humid lowland forests and lower montane forests in western Ecuador (*A. a. guayaquilensis*; Chapman 1926) and in north-western Colombia to Nicaragua probably also ranging into Honduras (*A. a. ambigua*; Monroe 1968, De Schauensee 1970). *A. militaris* occupies a wide

range of habitats from dry forest, open woodland to gallery forest in arid regions. Generally it avoids humid forests which, by contrast, are the home of *A. ambigua*¹).

Ara militaris forms a series of more or less isolated populations along the eastern slope and foothill zone of the Andes in northern Argentina and Bolivia, in eastern Peru, Ecuador, and southeastern Colombia, in the coastal mountains of Venezuela and in northern Colombia (Fig. 31). In the latter area it is known from the Santa Marta region and the Magdalena Valley. It also ranges along the Western Andes of Colombia south to Silencio and Cisneros, where specimens of *A. militaris* have been obtained (Chapman 1917). In some of these regions, the Military Macaw may only be a temporary visitor, as this species is known to migrate over some distance. Flocks of *A. militaris* have been observed to cross the Andes in northwestern Perú from the Marañón Valley during certain months of the year (Koepcke 1961). According to information on the labels of specimens of *A. m. boliviana* from Province Sara, eastern Bolivia (AMNH, New York) flocks of 30 to 40 birds "appear in this area from January onward".

The Military Macaw is missing from most of Middle America (where *A. ambigua* occurs) but an isolated population inhabits Mexico. *A. militaris* is here widely distributed in arid and semi-arid regions ranging up to 2 500 meters in pine and oak forest (Blake 1953). Similarly isolated populations of South American birds are the Mexican forms *Campylorhynchus griseus chiapensis*, a wren, and *Cyanocorax dickeyi*, a jay (Fig. 45).

De Schauensee (1950 b) reported *Aratinga pertinax* and *Pyrrhura picta* from Quimari and Murucucú in the upper Sinú region. I did not collect these latter species.

Brotogeris jugularis jugularis (Müller)

Orange-chinned Parakeet

Specimens: Río San Juan 1 ♂; Titumate 1 ♂. *Taxonomy*: The widespread trans-Andean nominate subspecies may not be in contact with *B. j. exsul* of western Venezuela. This species forms a superspecies with parapatric *B. cyanoptera* and *B. chrysopterus*.

A fairly common species in semi-open areas of northwestern Colombia. It has also been collected at Quimari and Murucucú (De Schauensee 1950 b).

¹) A specimen of *A. ambigua* collected by the Michler expedition in the humid forests of the Río Nercua Valley, west of the lower Atrato River and close to the village of Juradó, was reported by Cassin (1860: 137) as "*Ara militaris*". The bird is preserved in Washington "U.S.N.M. 17820, marked ♀, and now identified as *Ara ambigua*" (A. Wetmore, pers. comm.). De Schauensee (1948—1952: 472) listed the "Río Nercua" under both species, *A. ambigua* and *A. militaris*, although probably only the female specimen mentioned above is available from this river valley.

Pionopsitta pulchra Berlepsch

Beautiful Parrot

Specimens: Mutatá 1 ♂, 1 ♀. *Taxonomy:* Monotypic. Endemic species of western Colombia to Ecuador.

For comments see under following species.

Pionopsitta haematotis coccin collaris (Lawrence)

Brown-hooded Parrot

Specimens: Unguía 1 ♂. *Taxonomy:* A Middle American species which entered northwestern Colombia. *P. h. coccin collaris* intergrades with the nominate subspecies in westcentral Panamá.

The two *Pionopsitta* parrots *P. pulchra* and *P. haematotis* form a trans-Andean superspecies. *P. pulchra* is known north to the Baudó Mountains and to Mutatá (Fig. 21 and 32). Its Middle American representative, *P.*

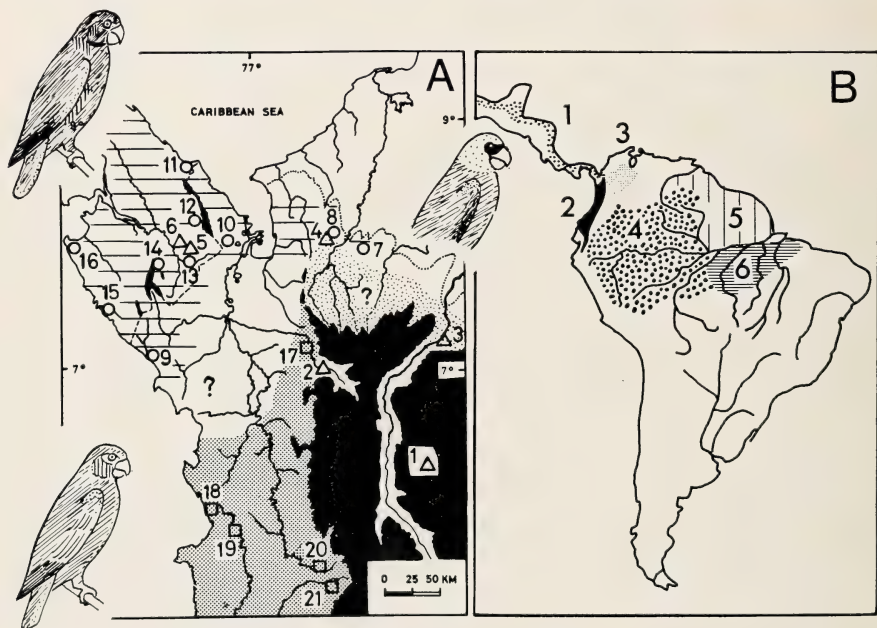


Fig. 32: Distribution of the *Pionopsitta caica* species group.

Explanation: **A** Distribution of *P. haematotis*, *P. pulchra*, and *P. pyrilia* in northwestern Colombia and eastern Panamá. Open triangles and stippled area — *P. pyrilia* (status in northwestern Colombia uncertain; see text). 1 Santa Elena. 2 Alto Bonito. 3 Puerto Valdivia. 4 Quimarí. 5 Tapalisa. 6 Cituro. Open circles and hatched area — *P. haematotis coccin collaris*. 7 Murucucú. 8 Quimarí. 9 Juradó. 10 Unguía. 11 Puerto Obaldia, Permé, 12 Río Tacarcuna. 13 Boca de Paya. 14 Cerro Pirre. 15 Jaqué. 16 Cerro Sapo and Jesusito. Open squares and shaded area — *P. pulchra*. 17 Mutatá. 18 Río Jurubidá. 19 Río Baudó. 20 Andagueda. 21 La Selva. **B** Generalized distribution of the *P. haematotis* superspecies (1 *P. haematotis*, 2 *P. pulchra*), 3 *P. pyrilia*, and *P. caica* superspecies (4 *P. barrabandi*, 5 *P. caica*, and 6 *P. vulturina*).

haematotis, has been taken near Unguía, Juradó, and in the upper Sinú Valley (Quimari, Murucucú, De Schauensee 1950 b). I did not find either species in the lower portion of the Atrato Valley, where they may or may not be in contact.

The *P. haematotis* superspecies represents, together with *P. pyrilia* of northern Colombia-Venezuela, the Amazonian *P. caica* superspecies (Fig. 32 B), as discussed in more detail by Haffer (1970 a). The color pattern of the wings and tail are of particular importance in this group, whereas the coloration of the head is a rather variable and taxonomically less important character to demonstrate interspecific relations.

Pionopsitta pyrilia (Bonaparte)

Saffron-headed Parrot

Specimens: None. *Taxonomy*: Monotypic. Endemic to northwestern Venezuela and northern Colombia.

The Saffron-headed Parrot is closely related to the two preceding species. Whether or not they are sympatric breeders in peripheral parts of their ranges remains unknown. *P. pyrilia* is widespread in the forests along the northern base of the Andes, in the humid middle Magdalena Valley, and in northwestern Venezuela. Isolated records indicate its temporary (?) presence in western Colombia (Quimari, Alto Bonito, Noanamá, De Schauensee 1948—1952, 1950 b) and in the Tuira Valley of easternmost Panamá (2 specimens; Griscom 1935, Wetmore 1968). I did not collect this parrot.

Pionus mentruus rubrigularis Cabanis

Blue-headed Parrot

Specimens: Unguía 1 ♂; Mutatá 1 ♀. *Taxonomy*: This trans-Andean subspecies is not in contact with the Amazonian nominate form.

This is a common parrot in the forests of northwestern Colombia and usually observed in large flocks.

Amazona

Three species of this genus have been taken in the Urabá region, viz. *A. ochrocephala* (Turbo 3 ♂, Unguía 1 ♂), *A. autumnalis*, and *A. farinosa* (Sautatá 1 —). I observed *A. ochrocephala* also in the Serranía de San Jacinto.

C u c u l i d a e

Piaya cayana thermophila Sclater

Squirrel Cuckoo

Specimens: Sautatá 1 ♂; Río Tanela 1 ♂; Acandí 1 ♂.

The Squirrel Cuckoo is represented west of the Gulf of Urabá by the Middle American form *P. c. thermophila* which ranges south to Sautatá and the Río Salaquí. *P. c. mehleri* is found east of the Gulf of Urabá in the Mulatos and Sinú regions north to the Serranía de San Jacinto (De Schauensee 1950 b, Haffer 1959, Haffer et al. 1965). This species avoids the

densely forested Pacific lowlands south of the Salaguí River. It has been taken along the slope of the Western Andes above the lowland forests.

Piaya minuta panamensis Todd

Little Cuckoo

Specimens: Acandí 1 ♀; Río Tanela 1 ♀; Sautatá 1 ♂, 1 ♀; Riosucio 1 ♀; upper Río Sinú, mouth of Río Nain 1 ♀ (2 mm). *Taxonomy:* *P. m. panamensis* is clinally related to *P. m. gracilis* of northern and central Colombia. The isolated population of western Ecuador is also grouped under the name *P. m. gracilis*.

The specimen from Riosucio on the lower Río Atrato is identical with the specimens of *P. m. panamensis* taken along the western shore of the Gulf of Urabá, while the bird from the upper Sinú River is slightly paler on the breast and belly. Thus this bird approaches in color *P. m. gracilis* of the Magdalena and Cauca Valleys.

Wetmore (1968: 121) reported *P. m. panamensis* from Unguía and Villa Arteaga.

Piaya minuta is missing from the Pacific lowlands of Colombia but is common in western Ecuador (Chapman 1926). It may have reached this isolated area during a drier climatic period of the past, when it ranged continuously from the Urabá region southward along peripheral portions of the Chocó refuge.

Crotophaga major Gmelin

Greater Ani

Specimens: Acandí 1 ♂, 1 ♀. *Taxonomy:* A widespread monotypic species.

Observed occasionally in flocks along rivers near Acandí, Titumate, Sautatá, and the Río Zungo, southeast of Turbo.

Crotophaga ani L.

Smooth-billed Ani

Specimens: None. *Taxonomy:* A widespread monotypic species.

Common in open areas and even remote clearings of otherwise unbroken forest. I did not confirm the presence of *C. sulcirostris* in our area.

Tapera naevia (L.)

Striped Cuckoo

Specimens: None.

Common in open regions of northern Colombia. I heard its melancholic whistled call also in cleared portions of the Urabá region near Turbo and Sautatá.

Neomorphus geoffroyi salvini Sclater

Rufous-vented Ground-Cuckoo

Specimens: Río Tanela 1 ♂. *Taxonomy:* The subspecies is a trans-Andean isolate (Nicaragua—Colombia) that is widely separated from the Amazonian main species range.

This large ground-cuckoo keeps to the forest floor rarely rising a few meters into the understory. It is a shy bird which I encountered only once

in the hilly forests of the upper Tanela River. It has been collected also near Juradó, at Quimarí in the upper Sinú region, and south to the Baudó Mountains. E. O. Willis (pers. comm.) observed this species near Tukurá on the upper Sinú River, along the upper Rio Verde and the upper Rio San Juan northeast of Turbo.

The representative Chocó species *N. radiolosus* is known from only a few localities along the Pacific foothills of the Western Andes in Colombia and northwestern Ecuador (De Schauensee 1948—1952, Lehmann 1960; see Fig. 21 D).

Strigidae

We collected only rarely at night and consequently have few data on owls of the study area. A specimen of *Otus choliba* from San Carlos in the Serranía de San Jacinto had a wing (chord) measurement of 155 mm and a tail length of 86 mm; it agrees in color intensity with material of *O. c. crucigerus* from the interior of Colombia. We had no specimens of the paler form *O. c. margaritae* of northern Venezuela and Colombia for comparison. De Schauensee (1950 b) reported *Lophostrix cristata* and *Ciccaba virgata* from the upper Sinú region.

Pulsatrix perspicillata chapmani Griscom

Spectacled Owl

Specimens: Sautatá 1 ♂; Tilupo 1 ♂; Serranía de San Jacinto (Arroyo Playón 1 ♂). *Taxonomy:* The various subspecies of this widespread owl show little differences in color and size and are clinally related.

The Spectacled Owl is fairly common in the forests and is seen occasionally at day time. The specimens from Sautatá and Tilupo agree in color intensity with a topotype of *P. p. chapmani* from the Río Juradó as does the bird from the Serranía de San Jacinto in northern Colombia. Kelso (1938) in describing *P. p. "ecuatoriana"* (here considered a synonym of *chapmani*) mentioned this form from Jaraquiel (near Montería), Dep. Córdoba; El Tambor, Dep. Santander; and Murindó, Dep. Antioquia, in the lower Atrato Valley. These records from northern Colombia have been overlooked in the recent literature.

The populations inhabiting the dry Caribbean forests (*P. p. perspicillata*) are paler. Recent records are from Los Pendales, Dep. Atlántico, and from the base of the Santa Marta Mountains. Occasionally, darker colored specimens occur in the latter area (Kelso 1938).

The Spectacled Owl ranges from Middle America and the Pacific forests of Colombia across northern Colombia into Venezuela. It was not known from the humid middle Magdalena Valley until J. I. Borrero (Haffer & Borrero 1965) saw a mounted specimen in the Colegio de San José, Medellín; this bird is said to have come from Ambalema, Dep. Tolima.

Caprimulgidae

Nyctidromus albicollis albicollis (Gmelin)**Pauraque or Bujío**

Specimens: Río Tulapa 1 —; Quebrada Charrura 1 ♂; Serranía de San Jacinto 1 ♂. *Taxonomy:* The widespread nominate form probably is clinally related with the paler northern Colombian subspecies *N. a. gilvus*.

The Bujío is a common bird in sufficiently humid areas of northern Colombia, where it inhabits openings and artificial clearings. The characteristic call *bo-éé-o bo-éé-o* was heard frequently around our camps at dusk and dawn. Skutch (1972) published a life history study of this goatsucker.

Caprimulgus maculicaudus (Lawrence)**Spot-tailed Nightjar**

Specimens: Sautatá 1 ♂; Tilupo 1 ♂. *Taxonomy:* Monotypic. A widespread species of spotty distribution.

I encountered this rare goatsucker only in and around the cattle farms of Sautatá and Tilupo at the base of the Serranía del Darién. The bird is known in Colombia from only a few widely scattered localities in the Llanos and at the lower Río Sinú (Lórica).

Trochilidae

Glaucis hirsuta affinis Lawrence**Rufous-breasted Hermit**

Specimens: Río Guadualito 1 ♂; Serranía de San Jacinto (Arroyo Camaroncito 1 ♀; San Carlos 1 —). *Taxonomy:* Possibly hybridizes with *G. aenea* in central Panamá and western Colombia.

This species occurs in northern Colombia and ranges in the Atrato Valley south to Quibdó, where *G. hirsuta* meets its parapatric representative *G. aenea*. This bird is somewhat smaller in size and coppery bronze above instead of iridescent green. Both species have been collected in western Colombia near Santa Cecilia at the base of the Western Andes on the upper Río San Juan (Eisenmann in Haffer 1967 a, p. 14). The statement by de Schauensee (1966, p. 158) that these species "occur together commonly on the Pacific slope of Colombia" is still unproved. *Glaucis aenea* recurs in Middle America and meets *G. hirsuta* in western Panamá. Details of this contact are apparently unknown (Wetmore 1968). D. & B. Snow (1973) published biological accounts of *Glaucis hirsuta*.

The following species were also collected: *Phaethornis longuemareus striigularis* Frasquillo 1 ♂; *Ph. l. nelsoni* Mutatá ♂; *Florisuga mellivora* Río Tanela 1 ♂; *Thalurania furcata fannyi* Titumate 1 ♂; *Anthracothorax n. nigricollis* Tenche 1 ♀ (also often seen in the Serranía de San Jacinto); *Eutoxeres aquila munda* Río Napipí 1 ♂ (4x2 mm); *Damophila julie panamensis* Río Tanela 1 ♀; Acandí 1 ♂; *Amazilia a. amabilis* Río Uva 1 ♂ (3x2 mm); *Amazilia rosenbergi* Río Uva 1 ♀ (see distribution map, Fig. 21 F); *Amazilia saucerottii warscewiczii* San Carlos (Serranía de San Jacinto) 1 —; *Amazilia t. tzacatl* Mutatá 1 ♂; *Chalybura u. urochrysis* Río Tulapa

1 ♂; Río Uva 1 ♂ (2x1 mm); *Heliothrix barroti* Río Guadualito 1 ♀; Río Tanela 1 ♂; Río Uva 1 ♀, 1 — (imm.). The last species represents the Amazonian *H. aurita* (Fig. 12 C).

Trogonidae

Six trogons occur in the lowlands of northwestern Colombia but no more than four have been found living in the same area; five are sympatric in eastern Panamá. The *Trogon melanurus* group is composed of species with a red belly: Two species are sympatric in eastern Panamá (*T. melanurus*, *T. massena*) and western Colombia (*T. massena*, *T. comptus*); most of the dry and moist forests in northern and central Colombia harbor only one species (*T. melanurus*). Of the yellow-bellied species, *T. viridis* and *T. rufus* are widespread, whereas *T. violaceus* avoids the wet Pacific forests.

Trogon massena hoffmanni (Cabanis & Heine)

Slaty-tailed Trogon

Specimens: Río Tanela 1 ♂. *Taxonomy*: Middle American *T. m. hoffmanni* is not in contact with the Colombian Pacific isolate *T. m. australis*.

This trogon is sympatric with *T. melanurus macroura* in eastern and central Panamá (Wetmore 1968) ranging in western Colombia south to the Río Truandó (de Schauensee 1948—1952). A large distributional gap in the Atrato Valley probably separates the ranges of *T. m. hoffmanni* and its southern representative *T. m. australis*. Like *T. m. hoffmanni*, this form also lacks the white chest band which characterizes *T. melanurus*. The central rectrices are bluish in *T. m. australis* instead of brass green as in the northern group of subspecies of *T. massena*. *T. m. australis* inhabits the central Chocó region north at least to Quibdó (Haffer 1967 c) and to the Río Jurubidá (Wetmore 1968). A female from Quibdó originally was referred to "*T. melanurus macroura*" by Todd (1943), but it is very probably an example of *T. m. australis* instead. M. A. Carriker, Jr. collected four males and a female of this form for the Smithsonian Institution at Nuquí and along the Río Nuquí, another female on the Río Jurubidá, and a male farther south at Puerto Muchimbo on the Río Juan, Dep. Valle (Wetmore pers. comm.). *T. melanurus macroura* was also reported from the Río Jurubidá. However, it remains unknown whether *T. massena* and *T. melanurus* are parapatric near Jurubidá or sympatric at least in a restricted portion of the central Chocó region. *T. melanurus macroura* is missing from the upper Atrato Valley and most of the Pacific lowlands possibly because another species (*T. comptus*) is sympatric with *T. massena* in this area.

Trogon melanurus macroura Gould

Black-tailed Trogon

Specimens: Unguía 2 ♂; Río Tanela 3 ♂; Acandí 1 ♀; Río Salaquí 1 ♂; Río Juradó 1 ♀; Río Napipí 1 ♂ (6×4 mm); Pavarandocito 2 ♂ (8×5, 7×4 mm); Río Tulapa 1 ♂, 1 ♀; Frasuquillo 1 ♂; Quebrada Charrura 1 ♂; Tenche 1 ♂; Serranía de San Jacinto (San Cristóbal 2 ♂). *Taxonomy*: *T. m. macroura* is a geographical isolate widely separated from Amazonian *T. m. melanurus* and western Ecuadorian *T. m. mesurus* (see Haffer 1967 a, Fig. 15).

A large trogon with a red belly and a white chest band. 13 males from northern Colombia measure as follows: Wing (flat) 165—179 (172), tail 171—187 (177.8), and bill 25—28 (26.9). I heard and observed this trogon fairly commonly in the forests of northwestern Colombia including the Serranía de San Jacinto. It even inhabits small patches of forest in generally cleared regions (e. g. Tenche, T of Fig. 33) and usually stays in the canopy level. The bird is common in the lower Atrato Valley (Pavarandocito, Murindó, Río Salaguí, etc. Fig. 33) and in eastern Panamá (Wetmore 1968), where it is sympatric with *T. massena*. *T. melanurus* ranges

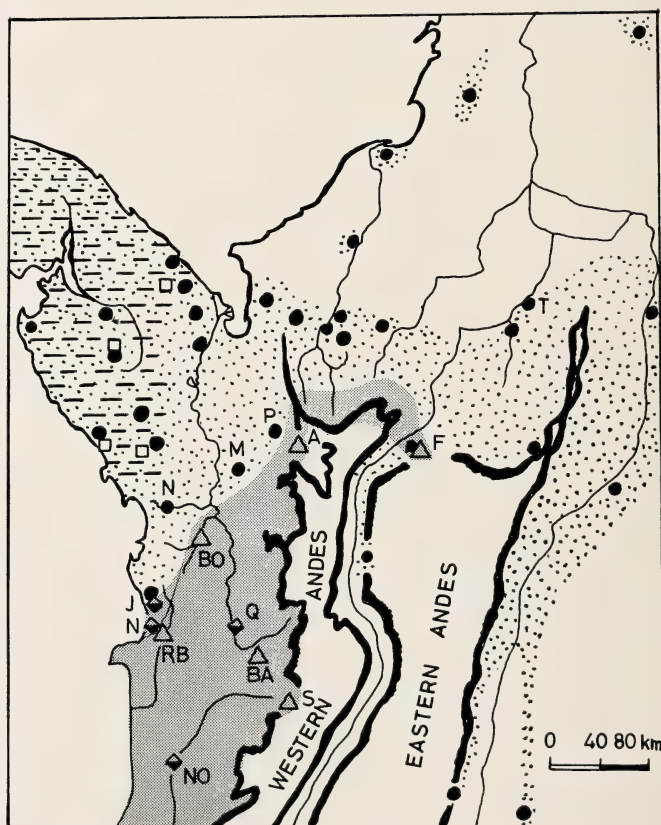


Fig. 33: Distribution of the red-bellied trogons, *Trogon melanurus* species group, in northwestern Colombia.

Explanation: Solid circles and stippled area — *T. melanurus macroura*. Open triangles and shaded area — *T. comptus*. Open squares and dashed area — *T. massena hoffmanni*. Half-solid squares and shaded area — *T. massena australis*. Note geographic exclusion of *T. melanurus macroura* and *T. comptus*. *T. massena* is sympatric with both these species. Because of extensive deforestation in northern Colombia, the occurrence of *T. melanurus macroura* has become very localized in this region.

along the Pacific coast south to the Río Jurubidá (one male, one female compared by De Schauensee, pers. comm., and Zimmer 1948). The presence of *T. comptus* and *T. massena australis* in the Chocó region may prevent the southward advance of *T. melanurus macroura* (Fig. 33).

Trogon comptus Zimmer

Blue-tailed Trogon

Specimen: Upper Río Bojayá (10 km below mouth of Río Uva) 1 ♂ (6.5×4.5 mm).
Taxonomy: Monotypic; endemic in western Colombia and northwestern Ecuador.

The only specimen collected measures wing (flat) 158, tail 146, bill 26 mm. The sides of the head and the throat are black; the upperparts including the central tail feathers show a strong blue hue. These characters, together with its smaller size, serve to distinguish *T. comptus* from *T. massena*, with which it is sympatric in the central Chocó region.

I found *T. comptus* along the Río Bojayá, where we heard a number of males calling. They were spaced several hundred meters at the river banks formed by heavily forested steep slopes and sandstone bluffs up to 60 meters high. A single bird I heard along the Río Uva in the rugged Baudó Mountains probably belonged also to this species. The call of *T. comptus* differs slightly from that of *T. melanurus macroura*: The interval between the *hoo*'s is slightly longer and the call is slightly lower pitched; otherwise it sounds very similar.

Trogon comptus inhabits wet forests in hilly terrain of Pacific Colombia ranging south into northwestern Ecuador (Gyldenstolpe 1951) and eastward to the north slope of the Central Andes of Colombia (La Frijolera, F of Fig. 33, 21 G). A female from Alto Bonito, 25 km south of Mutatá, originally reported by Chapman (1917, p. 319) under "*T. massena australis*" actually belongs to *T. comptus* (Haffer 1967 c).

Trogon comptus is parapatric with *T. melanurus macroura* and with *T. m. mesurus* in the Atrato Valley and in northwestern Ecuador, respectively.

Trogon viridis chionurus Sclater & Salvin

White-tailed Trogon

Specimens: Río Tanela 5 ♂, 3 ♀; Río Juradó 1 ♀ (2 mm); Río Truandó 1 ♀ (4 mm); Mutatá 2 ♂; Quebrada Charrura 1 ♂, 2 ♀. *Taxonomy*: This subspecies is a geographical isolate in western Colombia—Panamá and widely separated from the main Amazonian range of the species (Fig. 34).

It is a common species in northwestern Colombia, where I heard and observed it at many additional localities such as Río Carepa, Río Chigorodó, Río Imamadó, Pavarandocito, and Río Napipí. This bird is missing, however, from the isolated forests of the Serranía de San Jacinto near the Caribbean coast.

The White-tailed Trogon sits even more tamely than the other trogons; it remained several times motionless only two or three meters overhead when we passed noisily along a trail with our pack animals. *T. viridis* is



Fig. 34: Distribution of the *Trogon viridis* superspecies.

Explanation: *Trogon viridis* (1, 2, 3). Dashed area and dotted circles — *T. v. melanocephalus* (1). Stippled area and open circles — *T. v. viridis* (2). Hatched horizontally — *T. v. chionurus* (3). Solid area — *T. bairdii*. Hatched vertically — *T. citreolus*. Dotted area — *T. citreolus*. Andes mountains above 2000 m elevation are in black. **Plumage color:** Upper parts blue-black, increasingly dull black in the species of northern Middle America. Belly yellow except in *T. bairdii* with orange-red underparts.

mostly seen inside lighter forest or in patches of secondary growth sitting four to ten meters high. The call differs from that of the other trogons in the area and resembles the song of *Thamnophilus* antbirds without the characteristic note at the end.

The White-tailed Trogon is widely distributed in South America from southeastern Brazil throughout Amazonia to northern Venezuela, Colombia, and Panamá (Fig. 34). The Middle American representatives *T. bairdii* of Pacific Costa Rica and western Panamá as well as *T. melanocephalus* and *T. citreolus* of northern Middle America very probably are specifically distinct. They are not in direct contact with each other or with *T. viridis* and may be combined to form one zoogeographic species, the *Trogon viridis* superspecies (Fig. 34).

Trogon rufus cupreicauda Chapman**Black-throated Trogon**

Specimens: Río Chigorodó 1 ♂ (3×2 mm), 1 ♀ (2 mm); Pavarandocito 1 ♂ (5×4 mm), 1 ♀ (4 mm). *Taxonomy:* Middle American *T. r. tenellus* and western Colombian *T. r. cupreicauda* may be in secondary contact in the lower Atrato Valley. Both are widely isolated from the main Amazonian range of the species.

Both pairs collected were in breeding condition. The male from the Río Chigorodó had at least 5 cm of the rectrices worn off. In the male from Pavarandocito the fresh tail feathers are rich golden coppery, as is typical for *T. r. cupreicauda*, the form which advanced into the humid middle Magdalena Valley. The Middle American form *T. r. tenellus* is known in northwestern Colombia from Acandí, Unguía (Wetmore 1968), Sautatá, Juradó, and Río Truandó (De Schauensee 1948—1952) and presumably intergrades with *cupreicauda* in the region of the Río Napipi.

Skutch (1959) published details of the biology of this trogon based on observations made in Costa Rica.

Trogon violaceus caligatus \cong *concinus***Violaceous Trogon**

Specimens: Río Tulapa 1 ♀; Serranía de San Jacinto (San Cristobal 2 ♂, 2 ♀; Lázaro 1 ♂). *Taxonomy:* The two trans-Andean forms are clinally related and isolated from the Amazonian main range of the species.

The populations inhabiting northern and northwestern Colombia as well as eastern Panamá belong to the broad zone of intergradation of *T. v. concinns* and *caligatus*, since the extent of blue color on the crown and upperparts varies considerably in the specimens available. The posterior part of the crown is extensively blue in the male from Lázaro similar to examples of typical *caligatus* from the middle Magdalena Valley. In the two males from San Cristóbal, however, the top of the head is black as in *concinns*. Similar observations were published by de Schauensee (1950 b) on birds from the upper Sinú region and by Wetmore (1968: 419) on specimens from the Darién region of eastern Panamá.

Trogon violaceus is found in Middle America east to the Caribbean coast of Darién (Griscom 1935, Wetmore 1968) but was never recorded from Pacific Colombia (de Schauensee 1964, p. 165 listed it from that area without, however, discussing any proof). The species does occur in northwestern Ecuador, and, possibly, avoids the humid forests of Pacific Colombia because of ecologic reasons. The isolated western Ecuadorian population may have originated from immigrants that ranged along peripheral parts of the Chocó Refuge during a dry climatic period of the past. In the Urabá region I found it only once along the Río Tulapa. The bird is more common in the drier forest and shady secondary growths of the Serranía de San Jacinto. Skutch (1972) described the biology of the Violaceous Trogon based on observations in Costa Rica.

Alcedinidae

The following widely distributed kingfishers are commonly found along the rivers of the Urabá region: *Ceryle torquata*, *Chloroceryle amazona*, and *C. americana*. The large *Ceryle torquata* is common along the wide Río Salaquí, while the smaller species were seen here less frequently. On the other hand, along the narrower Río Truandó, the most conspicuous species was *Chl. amazona*. *C. torquata* was seen much less often. The tiny *Chl. aenea* enters also small creeks not inhabited by its larger relatives.

Momotidae

Hylomanes momotula obscurus Nelson

Tody Motmot

Specimen: Río Imamadó 1 ♀ (2 mm). *Taxonomy*: A Middle American species which barely entered northwestern Colombia; composed of several clinal subspecies (*H. m. chiapensis*, *momotula*, *obscurus*).

A rare bird in northwestern Colombia restricted to forests along the Andean foothills in northern Chocó east to the lower Cauca River. Known from only a few additional localities: Dabeiba, Alto del Buey, Nuquí (De Schauensee 1948—1952); upper Río Sinú Valley (Socarré, Quebrada Salvajín) and lower Cauca River (Valdivia) as reported by Wetmore (1968). Dr. E. O. Willis (pers. comm.) observed it along the Saisa trail crossing the Serranía de Abibe from the upper Río Verde.

Electron platyrrhynchum columbianum De Schauensee **Broad-billed Motmot**

Specimens: Río Tulapa 1 ♀; Río Mulatos 1 ♂ (2.5×1.5 mm); Quebrada Charrura 1 ♂. *Taxonomy*: Several clinal subspecies occur west of the Andes; an isolated population (*E. p. pyrrholaemum*) lives in upper Amazonia.

The characters of this race, particularly the blue chin spot, are well marked in these specimens. This motmot is widespread in the forests of the upper Sinú region, but has not occupied the drier forests near the Caribbean coast. See Skutch (1971) for a life history study of this and the following species of motmot.

Baryphthengus ruficapillus semirufus (Sclater)

Rufous Motmot

Specimen: Río Uva 1 ♀ (3 mm). *Taxonomy*: This trans-Andean subspecies is widely isolated from the Amazonian population.

The Rufous Motmot is found in the more humid forests of the central Chocó region and avoids the lighter forests inhabited by *M. momota*. *B. ruficapillus* probably also ranges along the humid northern foothill zone of the Western Andes and of the Central Andes, where it has been taken at Mt. Murucucú (De Schauensee 1950 b) and at Puerto Valdivia, etc. (Chapman 1917). I did not encounter this bird in the less humid lowland forests east of the Gulf of Urabá, where *M. momota* is common.

Momotus momota (L.)**Blue-crowned Motmot**

Specimens: *M. m. conexus* Thayer & Bangs: Río Juradó 1 ♀ (2 mm); Sautatá 1 ♂; Unguía 1 ♀; Río Tanela 1 ♂, 1 ♀; Río Guadualito 1 ♀. *M. m. conexus* \geq *subrufescens* Sclater: Quebrada Charrura 1 ♂, 2 ♀, Serranía de San Jacinto (San Carlos; Cansona; San Jacinto; Arroyo Tigre; San Cristobal; Lázaro) 3 ♂, 2 ♀, 1 —. *Taxonomy:* The populations of eastern Panamá and northern Colombia form a color cline from more intensively colored *conexus* to pale *subrufescens*.

In comparing color intensity of specimens from northern Colombia, those from the Urabá region are darkest (*conexus*), followed by the Charrura birds and the population of the Serranía de San Jacinto, which are still more rufescent below and above than the pale populations inhabiting the dry forests near the Caribbean coast of northern Colombia (*M. m. subrufescens*). Wetmore (1968: 454) discussed the variation in plumage color of this motmot in eastern Panamá and northwestern Colombia synonymizing *M. m. reconditus* with *M. m. conexus*.

Momotus momota ranges in the Atrato Valley south only to the Río Napipí, where I have heard and observed it several times. While missing in the central Chocó region it recurs in western Ecuador (*M. m. argenticinctus*). Chapman (1926: 272) believed that it may "have reached western Ecuador over the Marañón route" from Amazonia.

The Blue-crowned Motmot is quite common in the seasonal forests of northwestern Colombia. The soft *coot hoot* of these birds is often heard before sunrise. Skutch (1964) wrote a detailed field study of this species.

Galbulidae

Brachygalba salmoni Sclater & Salvin**Dusky-backed Jacamar**

Specimens: Río Guadualito 1 ♂, 1 ♀; Frassquillo 2 ♀; Río Mulatos 3 ♂ (5×3.5, 7×4, 8×4 mm), 2 ♀ (0.5, 0.5 mm); Quebrada Charrura 1 ♂, 1 ♀; Serranía de San Jacinto (Arroyo Camaroncito; Arroyo Tigre; Lázaro; San Cristobal) 3 ♂, 4 ♀, 1 — (imm.). *Taxonomy:* Monotypic. Endemic in northern Colombia and eastern Panamá; not in contact with nearest ally *B. goeringi*.

Previously a rare bird in collections my specimens together with the material collected by M. A. Carriker in northwestern Colombia (upper Sinú Valley and Necoclí, Haffer 1962) indicates that the Dusky-backed Jacamar is fairly widespread in forested areas of northwestern Colombia and the Darién region (Fig. 20 C). However, the bird avoids the humid Chocó forests. It is usually found at small clearings with low second growth along forest streams, where it is seen flycatching from dry horizontal branches of small trees. It probably breeds in burrows dug in river banks or ravines as does its close relative of northwestern Venezuela *B. goeringi* (Skutch 1968).

Minor color differences and a slight curvature of the bill thought by Haffer (1962) to distinguish the presently isolated population near the Caribbean coast have been found duplicated by Wetmore (1968) in more complete material. The species of *Brachygalba* replace each other geogra-

phically in peripheral portions of Amazonia and form the *B. albogularis* superspecies (Haffer 1974 b). *B. salmoni* represents this superspecies west of the northern Andes.

Galbula ruficauda Cuvier

Rufous-tailed Jacamar

G. r. ruficauda and *G. r. melanogenia*. *Specimens*: 65 specimens of both subspecies from northwestern Colombia. *Taxonomy*: These forms hybridize along a zone of secondary contact in the Urabá region. *G. ruficauda* is a member of a widespread neotropical superspecies of medium-sized jacamars (Haffer 1974 a, b).

Galbula r. ruficauda and *melanogenia* differ in the number of the green rectrices (4 in *melanogenia*, 2 in *ruficauda*), in the color of the chin (black in *melanogenia*, buff in *ruficauda*) as well as in measurements. The contact zone is located in the Chigorodó area and perhaps between the lower Río Salaquí and the Río Truandó (Fig. 35). Limited gene flow between these two subspecies is seen in the material collected southeast of Turbo (see Haffer 1967 a for a detailed discussion of the distribution and hybridization of these jacamars). Wetmore (1968: 460) mentioned intermediate specimens

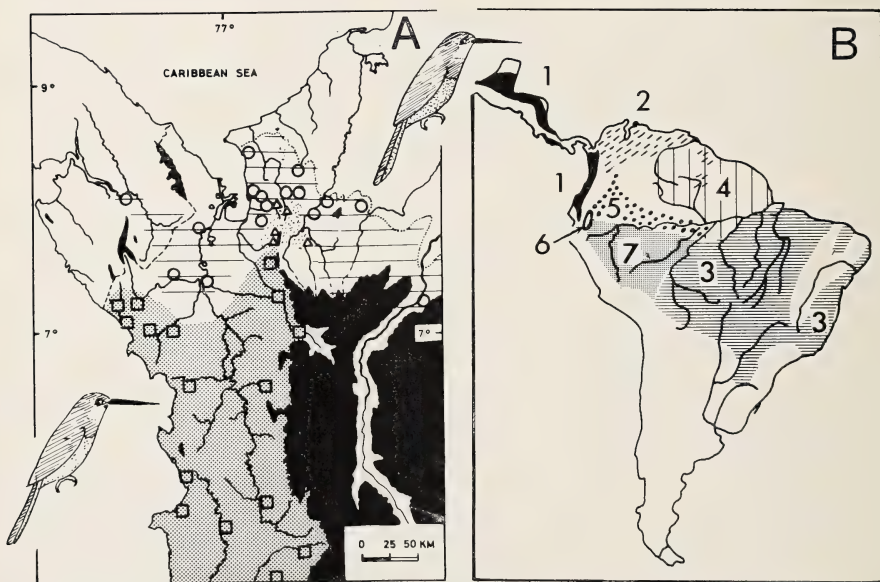


Fig. 35: Distribution of the Green Jacamars, *Galbula galbula* superspecies.

Explanation: **A** Distribution of *G. r. ruficauda* and *G. r. melanogenia* in northwestern Colombia and eastern Panamá. Modified from Haffer (1967 a). Hatched area and open circles — *G. r. ruficauda*. Shaded area and open squares — *G. r. melanogenia*. Stippled area and open triangles — hybrid zone. **B** Generalized distribution of *G. r. melanogenia* (1, solid area); *G. r. ruficauda* (2, dashed area); *G. r. rufoviridis* (3, area hatched horizontally); *G. galbula* (4, area hatched vertically); *G. tombacea* (5, dotted area); *G. pastazae* (6, open oval); *G. cyanescens* (7, area shaded dark). Modified from Haffer (1974 b).

from Necoclí, Nazaret (upper Río Sinú region), and Quebrada Salvajín (Río Esmeraldas).

Galbula r. ruficauda advanced into the Darién region, where W. B. Richardson collected two females near El Real on the lower Río Tuira in 1914 (specimens in the American Museum of Natural History, New York). This occurrence has been confirmed recently by P. N. Slattery who found a nest burrow and collected two nestlings along the Río Pirre in the same area of El Real (Wetmore 1968: 460).

Cassin (1860) reported one specimen as "*Galbula ruficauda*, Cuvier" from the Río Nercua, a headwater of the Río Truandó. I collected *G. r. melanogenia* along the Río Truandó and also along the upper Río Salaquí, north of the Nercua river. Judging from these records it seems likely that Cassin's specimen ("in bad condition") actually belonged to *G. r. melanogenia*.

The Rufous-tailed Jacamar is a common bird along forest streams and enters even fairly open areas in northern Colombia and Venezuela, where it may be found in light second growth and dry thickets. I collected 2 ♂



Fig. 36: Distribution of the Great Jacamar, *Jacamerops aurea*.

Explanation: a *J. a. penardi*; b *J. a. isidori*; c *J. a. aurea*; d *J. a. ridgwayi*. Andes Mountains above 2000 m are in black.

and 3 ♀ of the pale subspecies *G. r. pallens* in rather dry habitats of the Serranía de San Jacinto.

Jacamerops aurea penardi Bangs & Barbour

Great Jacamar

Specimens: Acandí 1 ♂; Unguía (observation); Río Tanela (observation); Río Chigorodó 1 ♂ (5×3 mm); Río Truandó 1 ♂ (4.5×3.5 mm). *Taxonomy:* This subspecies is a geographical isolate of this widespread Amazonian species (Fig. 36).

The Great Jacamar is an inhabitant of intermediate levels of the forest interior but not often seen in northwestern Colombia.

Bucconidae

Notharchus macrorhynchus hyperrhynchus (Sclater) **White-necked Puffbird**

Specimens: Río Tanela (observation); Acandí (observation); Río Mulatos 1 ♂, 1 —; Quebrada Charrura 1 ♂; Serranía de San Jacinto (San Cristóbal 1 ♂). *Taxonomy:* This subspecies is widely distributed in northwestern South America and in Middle America; in secondary contact with the nominate form in eastern Venezuela (Orinoco delta). Cottrell (1968) merged *Notharchus* with *Bucco*.

I have found the White-necked Puffbird on both sides of the Gulf of Urabá, where it is not rare. It is missing in the wet Chocó forests but recurs in the seasonal forests of extreme southwestern Colombia (Olivares 1957) and western Ecuador (Chapman 1926).

Notharchus tectus subtectus (Sclater)

Pied Puffbird

Specimens: Río Guadualito 1 ♀; Frasquillo 1 ♂ (2.5×1.5 mm), 1 ♀ (1.5 mm); Río Chigorodó 1 ♂ (5×2.5 mm), 1 ♀ (2 mm); Serranía de San Jacinto (San Juan Nepomuceno 1 ♀). *Taxonomy:* A widespread trans-Andean isolate of this Amazonian species.

The pair taken at Frasquillo on June 10, 1963 was excavating a hole in a termite nest 4 meters above the ground in a tree surrounded by low second growth, close to a large clearing (Plate 7, Fig. 2). The record from the Serranía de San Jacinto extends the known range of this bird considerably to the north in Colombia.

Bucco noanamae Hellmayr

Sooty-capped Puffbird

Specimens: Río Tanela 1 ♀; Riosucio 1 ♀. *Taxonomy:* Monotypic. Endemic species in northern Chocó region.

The bird from the Río Tanela was in high forest, whereas that from Riosucio was taken in rather low second growth forest adjoining an abandoned cacao plantation just east of the village.

This puffbird probably originated in the Chocó refuge and has extended its range northward to the western shore of the Gulf of Urabá (Fig. 21 H). Its Amazonian representative is probably *Bucco tamatia*, which is very close in the coloration of the upperparts. Both species are similar in body size but *B. noanamae* has a larger bill (21—32 mm) compared to that of *B. tamatia* (25—27 mm).

A bird reported as "*Bucco ruficollis*" from the Río Truandó by Cassin (1860) may have been an example of the present species, as discussed below.

Nystalus radiatus (Sclater)

Barred Puffbird

Specimens: None. *Taxonomy*: Monotypic; however, the pale population of the upper Magdalena Valley probably deserves taxonomic recognition. The species is restricted to the trans-Andean lowlands. Cottrell (1968) merged *Nystalus* with *Bucco*.

Although widely distributed in the trans-Andean lowlands, I did not encounter this puffbird which, according to Wetmore (1968: 478), inhabits forest borders, edges of forest trails and thickets in open plains. The bird is rare in the Urabá and upper Sinú regions (Quimari, De Schauensee 1950 b). It advanced into the humid middle Magdalena Valley southward to the region around Carmen de Apicalá and Melgar, where the country is fairly dry and open. Six females from the latter area in the collection of the Instituto de Ciencias Naturales (Bogotá) are white or buffy white underneath indicating that this population is paler than the population of more humid areas and may deserve taxonomic recognition as a clinal subspecies (see also Chapman 1917: 342, Haffer 1967 d: 322, Wetmore 1968: 479).

Hypnelus ruficollis ruficollis (Wagler)

Russet-throated Puffbird

Specimens: Serranía de San Jacinto (west of San Jacinto 1 ♂); Tenche 2 ♂; Yati 1 ♂, 1 —. *Taxonomy*: Endemic to northern Colombia—Venezuela. The *ruficollis* and *bicinctus* subspecies groups hybridize in the Maracaibo region. Cottrell (1968) merged the monotypic genus *Hypnelus* with *Bucco*.

Inhabits thickets and scrub in the open Caribbean lowlands of northern Colombia and Venezuela. The species reaches its western range limit in the lower Sinú Valley, where I observed it near Lorica and Coveñas and along the lower Cauca River (Tenche).

Cassin (1860: 134) reported "*Bucco ruficollis*" from the Truandó River in the humid lower Atrato Valley, where subsequently it has never been taken again. The occurrence of this bird in the humid Pacific region seems very unlikely. 27 species listed by Cassin (l. c.) were collected in 1858 by members of the Michler expedition near Cartagena and 6 species came from both Cartagena and the Urabá region. For this reason one might surmise that the above specimen of "*B. ruficollis*" was actually obtained near Cartagena, where this species is quite common. However, the collector of this specimen specifically stated "Seen once only, at the first camp on the Truandó, after leaving the Atrato". Probably the specimen was in rather bad condition, as Cassin said "For all I can see this is the young of *B. bicincta*, Gould, as above . . ." It seems reasonable to assume, therefore, that the Truandó bird represented some other species, possibly *Bucco noanamae*, which was described by Hellmayr much later (in 1909)

and which I have taken near Riosucio close to the mouth of the Río Truandó.

Malacoptila panamensis Lafresnaye

White-whiskered Puffbird

Specimens: *M. p. chocoana* De Schauensee: Río Imamadó 1 —; Pavarandocito 1 ♂ (5×3 mm), 1 ♀ (1.5 mm); Río Salaquí 1 ♀; Río Truandó 1 ♀ (1 mm); Río Napipí 1 ♂ (17×7 mm); Mutatá 2 ♂, 2 ♀. *M. p. panamensis* Lafresnaye: Acandí 1 ♀, Río Tanela 2 ♂, Frasquillo 1 ♂ (5×4 mm), Quebrada Charrura 1 ♂. *Taxonomy:* Several clinal subspecies of this trans-Andean bird are recognized which differ mainly in details of plumage coloration.

The birds from the lower Atrato Valley, including the specimen from the Río Imamadó, agree closely with a topotype of *chocoana* from the Río Juradó. The White-whiskered Puffbird is commonly encountered at low levels inside the forest of northwestern Colombia, where it represents the Amazonian *Malacoptila fusca* (Fig. 12 E). While of similar body size (wing length 87—91 mm), *M. panamensis* has a larger bill (30—33 mm versus 27—28 mm) and a longer tail (70—78 mm versus 65—67 mm). Their zonal representative in the subtropical zone of the Andes is *M. mystacalis* which is much closer to the trans-Andean *M. panamensis*.

Nonnulla frontalis (Sclater)

Gray-cheeked Nunlet

Specimens: *N. f. frontalis* (Sclater): Frasquillo 1 —, 1 ♂; Río Sinú, mouth of Río Nain 1 ♀. *N. f. stulta* Wetmore: Acandí 1 ♂, 1 ♀, 1 —; Pavarandocito 1 ♀ (1 mm); Río Salaquí 1 ♀; Río Napipí 1 ♂ (3×2 mm). *N. f. pallescens* Todd: Serranía de San Jacinto (Cansona; Arroyo Camaroncito; San Juan Nepomuceno 4 ♂, 2 ♀. *Taxonomy:* A northern Colombian species which varies clinally under changing climatic conditions; *N. f. pallescens* of the Caribbean littoral is the palest form.

The birds from the lower Atrato region agree more closely with *stulta* than with the small series of *frontalis* from the upper Sinú region. In *stulta* the throat and breast are somewhat deeper colored, the upper surface is slightly less rufescent and the crown is duller brown (Wetmore 1953). The Urabá region is inhabited by *stulta*. For that reason the occurrence of rather pale colored birds near Unguía west of the mouth of the Río Atrato is puzzling. Wetmore (1953, 1968) mentioned specimens from this locality which he referred to *pallescens* (the pale northern Colombian form). I have also collected one bird near Unguía in 1959 that has a pronounced grayish crown and is less intensively colored on the throat and breast than birds from Acandí and the lower Atrato Valley.

Monasa morphoeus (Hahn & Küster)

White-fronted Nunbird

Specimens: *M. m. pallescens* Cassin: Unguía 1 ♂, 1 ♀, 1 —; Sautatá 1 ♀. *M. m. sclateri* Ridgway: Río Mulatos 3 ♀; Río Tulapa 1 ♂; Quebrada Charrura 2 ♂, 1 ♀, 1 — (imm.). *Taxonomy:* These clinal subspecies differ in details of plumage coloration and are widely separated from conspecific populations in Amazonia.

The White-fronted Nunbird has a dark gray and gray plumage and a red bill. It is fairly common at intermediate levels of the forest and usually encountered in small family groups of four to six birds. The

unusual social habits including chorus singing by such groups make this a particularly interesting member of the puffbird family (Skutch 1972).

Capitonidae

Capito maculicoronatus rubrilateralis Chapman

Spot-crowned Barbet

Specimens: Acandí 2 ♂, 1 ♀; Río Juradó 1 ♂ (8×5 mm), 1 ♀ (2 mm); Río Guadualito 1 ♂; Mutatá 1 ♀. *Taxonomy:* Endemic species of northwestern Colombia and Panamá. The nominate subspecies of the Caribbean slope of central Panamá forms the end of a cline and has the streaks on the flanks orange-red instead of bright red as in *C. m. rubrilateralis*.

Ramphastidae

Pteroglossus torquatus (Gmelin)

Spot-chested Aracari

Specimens: *P. t. torquatus* (Gmelin) and *P. t. sanguineus* Gould; 60 specimens of both forms from the Urabá region. *Taxonomy:* This trans-Andean toucan forms a widespread superspecies with its cis-Andean relatives of the *P. aracari* super-species (Haffer 1974 b).

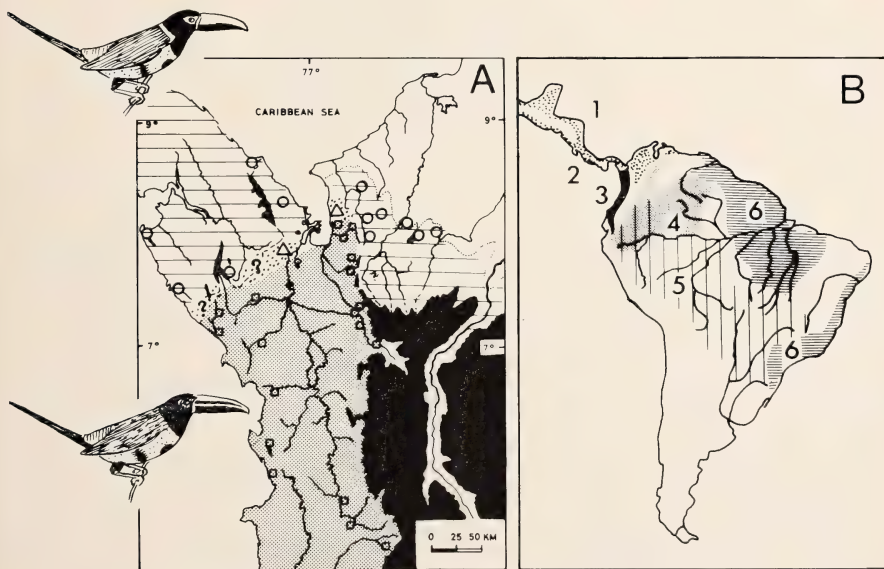


Fig. 37: Distribution of the *Pteroglossus aracari* superspecies.

Explanation: **A** Distribution of *Pteroglossus t. torquatus* and *P. t. sanguineus* in northwestern Colombia and easternmost Panamá. Modified from Haffer (1967 a). Hatched area and open circles — *P. t. torquatus*. Shaded area and open squares — *P. t. sanguineus*. Stippled area and open triangles — hybrid zone. Note difference in bill color and presence or absence of rufous nuchal collar in these birds. **B** Generalized distribution of *P. t. torquatus*, *P. t. erythrozonus*, *P. t. nuchalis* (1, stippled area); *P. t. frantzii* (2, dotted coastal area of Pacific Costa Rica and western Panamá); *P. t. sanguineus* and *P. t. erythropygius* (3, solid area); *P. pluricinctus* (4, shaded area); *P. castanotis* (5, area hatched vertically); *P. aracari* (6, area hatched horizontally).

The well differentiated subspecies of this trans-Andean aracari-toucan hybridize freely in several areas around the Gulf of Urabá, where they meet (Fig. 37). A highly variable and very restricted hybrid population occurs in the Río Cope Valley, 8 km north of Turbo (see Haffer 1967 for a detailed discussion). *P. t. torquatus* and *sanguineus* differ mainly in the presence or absence of a chestnut nuchal collar; in the color of the facial skin and in the color of the bill.

Usually groups of three to ten individuals of these slender toucans are seen along the river valleys and their high-pitched sibilant calls are often heard: *pit psit pitsit* ... Skutch (1958) published biological data on this species based on observations on *P. t. frantzii* of southwestern Costa Rica and western Panamá.

Selenidera spectabilis Cassin

Yellow-eared Toucanet

Specimens: None. *Taxonomy*: Monotypic. Restricted to trans-Andean lowlands and forms superspecies with Amazonian allies (see Haffer 1974 b).

I saw this small toucanet once only at the upper Río Tanela, west of the Gulf of Urabá. It is apparently quite rare in northwestern Colombia. It prefers wet hill forests of the Chocó region and also occurs in the northern foothill zone of the Andes (Murucucú, La Frijolera). Norton et al. (1972) recently reported this species from northwestern Ecuador.

Ramphastos vitellinus citreolaemus Gould

Channel-billed Toucan

Specimens: None; upper Río Verde Valley (E. O. Willis, observ.); Cerro Murucucú (De Schauensee 1950 b). *Taxonomy*: Northern Colombian isolate of the Amazonian *R. vitellinus*. Hybridizes with *R. v. culminatus* in Maracaibo basin but is parapatric with *R. sulfuratus* in northern Colombia.

For comments on this species see below under *R. brevis*.

Ramphastos sulfuratus brevicarinatus Gould

Keel-billed Toucan

Specimens: Río Tanela 1 ♂; Río Naín 1 ♂; Quebrada Charrura 1 ♂; also commonly seen in the Serranía de San Jacinto. *Taxonomy*: This subspecies is the southern clinal form of Middle American *R. sulfuratus*, which forms a superspecies with *R. brevis*, *R. vitellinus*, and *R. dicolorus*.

For comments of this species see below under *R. brevis*.

Ramphastos brevis De Schauensee

Chocó Toucan

Specimen: Mutatá 1 ♂ (7×3 mm), wing 210, tail 154, bill 151.4 mm. *Taxonomy*: Endemic species of Colombian Pacific forests; monotypic. Forms superspecies with *R. sulfuratus*, *R. vitellinus*, and *R. dicolorus* (see Haffer 1974 b).

Ramphastos sulfuratus and *R. brevis* have a keeled bill, very similar plumage color and croaking vocalizations *krik* ... *krik* ... *krik* ... but differ in bill color. The ecological requirements of both species apparently are so similar that they compete ecologically and, for this reason, exclude each other geographically where they come into contact in the lower



Fig. 38: Distribution of the *Ramphastos dicolorus* superspecies.

Explanation: A Distribution of *R. sulfuratus*, *R. brevis*, and *R. vitellinus* in northwestern Colombia and easternmost Panamá. Hatched area and open circles — *R. sulfuratus brevicarinatus*. Shaded area and open squares — *R. brevis*. Stippled area and open triangles — *R. vitellinus citreolaemus*. Note difference in bill color. B Generalized distribution of *R. sulfuratus* (1, stippled area); *R. brevis* (2, solid area); *R. vitellinus* (3, area hatched vertically; 3a *R. v. culminatus*, 3b *R. v. vitellinus*, 3c *R. v. ariel*; *R. v. citreolaemus* inhabits the middle Magdalena and lower Cauca Valleys of Colombia); *R. dicolorus* (4, area lightly stippled).

Atrato Valley and in the forests of the upper Sinú region (Fig. 38). Van Tyne (1929) and Skutch (1971 b) presented detailed life history studies of *R. sulfuratus*. Little is known on the biology of *R. brevis*, a typical Chocó form, confined to the Pacific lowland forests of western Colombia and northwestern Ecuador (Fig. 21 I). *R. sulfuratus* is widely distributed in Middle America, northern Colombia, and extreme northwestern Venezuela. Both species have been taken near Juradó and along the Río Salaquí (Fig. 38). This, however, does not prove sympatric breeding of the species but simply denotes the area of contact.

Ramphastos sulfuratus and *R. vitellinus citreolaemus* meet in the upper Sinú Valley; I found the former species along the Río Nain and Quebrada Charrura and De Schauensee (1950 b) reported it from Quimari, Murucucú and Tierra Alta. *R. v. citreolaemus* occurs in the Río Verde Valley (E. O.

Willis, pers. comm.) and at Cerro Murucucú (De Schauensee 1950 b). There is no indication of hybridization between these parapatric species. Sight records of *C. v. citreolaemus* near the Gulf of Urabá mentioned by Haffer (1959) are considered invalid.

Ramphastos ambiguus swainsonii Gould

Yellow-throated Toucan

Specimens: Río Tanela 1 ♂; Unguía 1 ♀; Río Chigorodó 1 ♂, 1 ♀, 1 — (imm.). *Taxonomy*: This subspecies represents a previously isolated trans-Andean population that is in secondary contact with *R. a. abbreviatus* in the Magdalena Valley (Haffer 1974 b).

This large toucan inhabits the canopy level and is fairly common in the forests of northwestern Colombia, including the humid middle Magdalena Valley but does not enter the dry forests along the Caribbean coast. Its voice is a yelping *Díos ... te ... dé ... te ... dé ... díos ... te ... dé* (May God give you!). Throughout its range *R. a. swainsonii* is sympatric with the smaller species *R. brevis*, *R. sulfuratus*, or *R. vitellinus citreolaemus* in their respective distribution areas. The size and vocalizations distinguish *R. a. swainsonii* from the group of smaller black toucans which have croaking calls. *Swainsonii* is usually considered specifically distinct but it probably intergrades with *R. a. abbreviatus* around the middle Magdalena Valley and represents this form in the trans-Andean lowlands (Haffer 1974 b). Skutch (1972) published biological data on *R. a. swainsonii* in Costa Rica.

Picidae

Picumnus cinnamomeus Wagler

Chestnut Piculet

Specimens: *P. c. cinnamomeus* Wagler: Yati 1 ♂. *P. c. persaturatus* Haffer: Serranía de San Jacinto (San Isidro 1 ♀; Palmira 1 ♀; west of San Jacinto 1 ♀, 1 — (imm.); San Juan Nepomuceno 3 ♂). *Taxonomy*: An endemic species of northwestern Venezuela and northern Colombia. *P. c. persaturatus* is restricted to the Serranía de San Jacinto.

The population of the Chestnut Piculet inhabiting the Serranía de San Jacinto has a deep chestnut plumage and was described by Haffer (1961 b) under the proposed new name *P. c. persaturatus*. The forehead is Ivory Yellow as in *P. c. cinnamomeus*. However, the tail is extensively Mikado Brown rather than restricted whitish and the secondaries are broadly edged with Burnt Sienna rather than narrowly margined whitish, as in the other subspecies. The specimens from Palmira and from west of San Jacinto are identical with the type from San Isidro. In the three males from San Juan Nepomuceno, the inner vane of the central rectrices is light buffy colored rather than Mikado Brown and the coloration of the abdomen is intermediate between *persaturatus* and *cinnamomeus*. However, in their deeply colored chest and back they are closer to *persaturatus*. It seems that *P. c. persaturatus* is confined to the Serranía de San Jacinto and intergrades with the paler nominate form in the surrounding lowlands.

The Chestnut Piculet is a bird of dry thickets, scrub, and edges of forest. It is missing from the humid Urabá region. The range of this species comprises the lower Magdalena Valley (e.g. Yatí, see above), the Departamento Atlántico (Dugand 1947), the Santa Marta region, the Guajira Peninsula (Marinkelle 1970) and south to the Río Nechí Valley (De Schauensee 1948—1952) and to Gamarra on the Río Magdalena (Carriker 1955).

Picumnus olivaceus malleolus Wetmore

Olivaceous Piculet

Specimens: Upper Río Sinú, mouth of Río Nain 1 — (♂ imm.); Serranía de San Jacinto (Cansona 1 ♂; Arroyo Camaroncito 1 ♂; San Cristóbal 1 ♀; San Jacinto 1 ♀). Measurements: wing (flat) 52, 53, (♂); 52, 54.5 (♀); tail 24, 26.3 (♂); 24.5, 26.8 (♀); exposed culmen 11.3, 11.5 (♂); 11.0; 11.8 (♀).

Wetmore (1965) referred birds from the upper Sinú Valley (Socarré, Quebrada Salvajín), lower Cauca Valley (El Pescado near Valdivia) and from the Departamento Bolívar to *P. o. malleolus*, a smaller subspecies than the nominate form inhabiting the Andes (which is also distinguished by more yellowish underparts and yellowish orange, instead of reddish orange, crown tipping). The series from the Serranía de San Jacinto extends the range of *P. o. malleolus* to the hills near the Caribbean coast.

The Olivaceous Piculet inhabits open thickets and the edge of dry forest in northern Colombia. I did not encounter it in the humid forests of the Urabá region and it is also missing from the wet Pacific lowlands. It occurs, however, in southwestern Colombia (*P. o. harterti*) and in Panamá (*P. o. panamensis*) entering Colombia near Unguía, west of the Atrato delta (Wetmore 1965 a, 1968). This bird is probably extending its range following widespread forest destruction.

Chrysotilus punctigula striatigularis Chapman **Spot-breasted Woodpecker**

Specimens: Sautatá 1 ♂, 1 —; Río Guadualito 1 ♂; Frasquillo 1 ♂ imm. The range of this woodpecker extends into central Panamá (Wetmore 1968).

Celeus loricatus mentalis (Cassin)

Cinnamon Woodpecker

Specimens: Río Tanela 1 ♂; Unguía 1 ♂, 1 ♀, 1 —; Mutatá 1 ♂.

The black markings on the upperparts of these specimens are variable and reduced in extent. The female from Unguía and the male from Mutatá have almost no spots at all above; see also the remarks by De Schauensee (1950 b) regarding the variable black marking in birds from the upper Sinú region.

This trans-Andean species ranges into the humid Magdalena Valley and north to Nicaragua; it may represent the Amazonian *C. grammicus* (Fig. 13 A).

Dryocopus lineatus nuperus (Peters)

Lineated Woodpecker

Specimens: Sautatá 1 —.

Melanerpes pucherani pucherani (Malherbe) **Black-cheeked Woodpecker**

Specimens: Río Guadualito 1 ♀; Río Tolo 1 ♂, 1 ♀; Quebrada Charrura 1 ♀; Río Imamadó 1 ♀ (10 mm); Río Salagüí 1 ♂.

This black and white trans-Andean woodpecker inhabits the forests around the Gulf of Urabá ranging east to the lower Cauca Valley.

Melanerpes rubricapillus rubricapillus (Cabanis) **Red-crowned Woodpecker**

Specimens: Serranía de San Jacinto (San Carlos 1 ♂; Arroyo Tigre 1 ♀; San Cristóbal 1 ♀).

Inhabits scrub and dry woodland in the Caribbean lowlands south to Tierra Alta on the Sinú River (De Schauensee 1950 b). It avoids the humid Urabá region but recurs in open and semiopen habitats of Pacific Middle America.

Veniliornis kirkii kirkii (Malherbe) **Red-rumped Woodpecker**

Specimens: Río Tanela 2 ♂; Río Guadualito 1 —; Turbo 1 ♂; Río Chigodoró 1 ♀ (0.5 mm).

Phloeoceastes melanoleucus malherbii (Gray) **Crimson-crested Woodpecker**

Specimens: Sautatá 1 ♀; Mutatá 1 ♂ imm.; Río Mulatos 1 ♀.

This large woodpecker is fairly similar to *Dryocopus lineatus*. Ecological differences which make coexistence possible refer to the time of nesting, the relative size of territories, foraging sites, and food items taken (Kilham 1972).

Dendrocolaptidae

Dendrocincla fuliginosa ridgwayi Oberholser **Plain-brown Woodcreeper**

Specimens: Río Tanela 1 ♂, 1 —; Mutatá 1 ♂; Serranía de San Jacinto (San Cristóbal 1 ♂).

A wide ranging species of the neotropical forests which commonly follows army ants. Willis (1972 b) published a detailed biological study of this woodcreeper based on observations made on Barro Colorado Island, Panamá Canal Zone.

Sittasomus griseicapillus enochrus Wetmore **Olivaceous Woodcreeper**

Specimens: Serranía de San Jacinto (San Carlos 1 ♂; San Cristóbal 1 ♂; Lázaro 1 ♀).

This inconspicuous woodcreeper inhabits dry tropical forest and gallery forest in northern Colombia. The subspecies *S. g. enochrus* recently described by Wetmore (1970) occurs from the upper Sinú region (Quimarí) to the Caribbean coast. The species is missing from the more humid forests of the Urabá and Chocó regions but recurs in western Ecuador (*s. g. aequatorialis*) and in Panamá, where Wetmore (1972) found *S. g. veraguensis*.

from the Darién region (Cana, Cerro Mali) westward. Skutch (1967) published notes on the life history of the Olivaceous Woodcreeper.

Glyphorhynchus spirurus subrufescens Todd **Wedge-billed Woodcreeper**

Specimens: Río Imamadó 1 ♂ (8×5.5 mm), 1 ♂ imm.; Pavarandocito 1 ♂ (10×5 mm); Río Salaquí 3 ♂; Río Uva 1 ♀ (1 mm); Mutatá 1 ♂, 5 ♀.

In assigning these specimens to *G. s. subrufescens* I follow Wetmore (1970) who reviewed the subspecies of Central America and northern Colombia.

Xiphocolaptes promeropirhynchus rostratus Todd

Strong-billed Woodcreeper

Specimens: None.

Several specimens of this species have been collected in the upper Sinú Valley (De Schauensee 1950 b). One adult bird was obtained near Chigorodó in the Urabá region by a party of the Universidad de Los Andes (Bogotá), where it is deposited.

Dendrocolaptes certhia columbianus Todd

Barred Woodcreeper

Specimen: Río Napipi 1 ♂ (13×10 mm).

Xiphorhynchus picus (Gmelin)

Straight-billed Woodcreeper

Specimens: *X. p. dugandi* (Wetmore & Phelps): Serranía de San Jacinto (Arroyo Tigre ♂), Tenche 1 ♂. *X. p. extimus* (Griscom): Riosucio 1 ♂.

The underparts of the bird from the lower Atrato Valley (Riosucio) are more intensively colored than in specimens from the Caribbean lowlands of northern Colombia (*X. p. dugandi*). For the same reason De Schauensee (1959) also referred the population of the upper Sinú region (Tierra Alta, Murucucú) to the Panamanian subspecies *X. p. extimus*. This woodcreeper is restricted to less humid forests of northwestern Colombia and Panamá.

Xiphorhynchus guttatus nanus (Lawrence)

Buff-throated Woodcreeper

Specimens: Río Cope 1 ♂ (12 × 8 mm); Acandi 1 ♂; Unguía 1 ♂; Tilupo 1 ♂; 1 —; Río Mulatos 1 —; Río Tulapa 1 —; Serranía de San Jacinto (San Carlos 1 ♂, 1 ♀; Arroyo Camaroncito 1 ♀; Lázaró 1 ♂; Arroyo Tigre 1 ♀; Arroyo Playón 1 ♀; Arroyo Cacao 1 ♀; San Cristóbal 1 ♀).

This is the species of woodcreeper most frequently seen in northwestern Colombia. It is unknown, however, in the very humid Pacific lowlands.

Xiphorhynchus lachrymosus lachrymosus (Lawrence)

Black-striped Woodcreeper

Specimen: Río Tanela 1 ♂.

A widespread species in northwestern Colombia, of which, however, only one specimen was collected.

Xiphorhynchus erythropygius aequatorialis (Berlepsch & Taczanowski)

Spotted Woodcreeper

Specimens: Mutatá 2 ♂, 1 ♀.

This woodcreeper is known from many localities in the Pacific lowlands of Colombia and Ecuador, but it is very rare in the less humid Urabá region, where I have not encountered it. The only record from the lower Atrato Valley is a bird from the Río Truandó that was referred to the Panamanian subspecies *X. e. insolitus* (Capman 1917).

Lepidocolaptes souleyetii lineaticeps (Lafresnaye)

Streak-headed Woodcreeper

Specimens: Acandí 1 ♀, 1 —; Serranía de San Jacinto (Arroyo Camaroncito 1 ♂; Cansona 1 ♂; Lázaró 1 ♀; Arroyo Playón 1 ♂, 1 —).

Our specimens from the Serranía de San Jacinto are clearly referable to *lineaticeps* because of the deep rufous back and wing coverts and the pronounced dusky tips of the primaries. Birds from the hills farther north near the coast (Pendales, Dep. Atlántico) and from the base of the Sierra Nevada de Santa Marta (Caracolicito, Dep. Magdalena) are paler and represent the subspecies *L. s. littoralis*.

The Streak-headed Woodcreeper ranges in the lower Atrato Valley south only to the Río Salaquí. It is lacking from the Chocó region but recurs in southwestern Colombia (De Schauensee 1964, Olivares 1958) and in northwestern Ecuador (Chapman 1926; *L. s. esmeraldae*). This population may have originated from immigrants that ranged along the Pacific coast during a previous dry climatic period.

Campylorhynchus trochilirostris venezuelensis (Chapman)

Red-billed Scythebill

Specimens: Serranía de San Jacinto (Lázaro 1 ♂; another bird observed along Arroyo Camaroncito).

De Schauensee (1950 b) reported this species from the upper Sinú region (Quimarí), where I did not encounter it.

Furnariidae

Furnarius leucopus endoeus Cory

Pale-legged Hornero

Specimen: Serranía de San Jacinto (San Carlos 1 ♀).

It is interesting to note that the population of the Serranía de San Jacinto apparently is typical of the southern, more deeply colored race rather than the pale northern form *longirostris*.

Synallaxis albescens littoralis Todd

Pale-breasted Spinetail

Specimens: Sautatá 2 ♂; San Jacinto 1 ♂; Yati 1 ♂.

Synallaxis brachyura chapmani Bangs & Penard

Slaty Spinetail

Specimens: Pavarandocito 1 ♀ (1 mm); Mutatá 1 ♀.

Certhiaxis cinnamomea fuscifrons (Madarasz)

Yellow-throated Spinetail

Specimens: Tenche 1 ♂, 1 ♀.

Hyloctistes subulatus (Spix)

Striped Woodhaunter

Specimens: *H. s. cordobae* De Schauensee: Mutatá 1 ♂, 1 ♀. These birds are intermediate in size between *cordobae* and *assimilis*. *H. s. assimilis* (Berlepsch & Taczanowski): Río Uva 1 ♂ (2×1 mm).

Philydor erythrocerus erythronotus Sclater & Salvin

Rufous-rumped Foliage-Gleaner

Specimen: Frasquillo 1 — (imm.).

Automolus ochrolaemus pallidigularis Lawrence

Buff-throated Foliage-Gleaner

Specimen: Río Truandó 1 ♂ (17×7 mm).

Xenops minutus (Sparmann)

Plain Xenops

Specimens: *X. m. littoralis* Sclater: Río Tanela 1 —. *X. m. neglectus* Todd: Serranía de San Jacinto (Cansona 1 ♂, Arroyo Camaroncito 1 ♂; San Cristóbal 1 ♂).

The color of the wing and tail of the birds from the Serranía de San Jacinto is cinnamon rather than rufous. The birds are therefore more similar to the population inhabiting the Santa Marta region.

Sclerurus guatemalensis salvini Salvadori & Festa

Scaly-throated Leafscraper

Specimens: Río Napipí 1 ♂ (2×1 mm).

This species avoids the wet central Chocó region but recurs in western Ecuador without subspecific variation. The populations from the upper Sinú Valley east to the middle Magdalena Valley are paler in coloration and have been described by Wetmore (1951) as *S. g. ennosiphyllus*.

Formicariidae

Cymbilaimus lineatus fasciatus (Ridgway)

Fasciated Antshrike

Specimen: Río Truandó 1 ♂ (3×2 mm).

A bird of thickets along forest borders and forest streams. Skutch (1972) prepared a life history study of this antshrike.

Taraba major obscurus Zimmer**Great Antshrike**

Specimens: Río Tanela 1 ♂; Río Tolo 1 ♀; Río Cope 1 ♀ (1.5 mm).

Inhabits overgrown forest borders and thickets in partially cleared areas. Schäfer (1969) and Skutch (1969) published biological data of this species.

Sakesphorus canadensis pulchellus (Cabanis & Heine)**Black-crested Antshrike**

Specimen: La Balsa, 30 km southwest of Montería 1 ♀, Yatí 1 ♂, 1 ♀.

This crested antshrike inhabits thickets in fairly open areas of northern Colombia. Records from the Urabá region (Haffer 1959) and from the lower Atrato Valley (Río Truandó; De Schauensee 1948—1952) are invalid.

Thamnophilus doliatus nigricristatus Lawrence**Barred Antshrike**

Specimens: Río Chigorodó 1 ♀ (0.5 mm); Quebrada Charrura 1 ♂; Serranía de San Jacinto (Canzona 1 ♀; Arroyo Camaroncito 1 ♂; Palmira 1 ♀; west of San Jacinto 1 ♂).

Inhabits fairly open seasonal forests of northern South America and has occupied cleared land that provides sufficient cover. The record from the Río Chigorodó extends the known range westward to the lower Atrato region. Because of continued deforestation in this region, the bird may soon become common around the Gulf of Urabá. Schäfer (1969) and Skutch (1969) gave biological accounts of this antshrike.

Thamnophilus nigriceps nigriceps Sclater**Black Antshrike**

Specimens: Río Tanela 1 ♂, 1 ♀; Unguía 1 ♀; Sautatá 2 ♂, 1 ♀; upper Río Sinú, mouth Río Nain 1 ♂ (3 × 2 mm); 2 ♀ (1 and 1.5 mm); Serranía de San Jacinto (Arroyo Camaroncito 1 ♀; San Cristóbal 1 ♀).

This northern Colombian forest antshrike possibly originated in the Nechí refuge and extended its range westward into eastern Panamá and northward to the Serranía de San Jacinto and the Santa Marta region. It is not rare on either side of the Gulf of Urabá in lower levels of the forest and has been found in the Atrato Valley south to Sautatá and Iguamiandó but is missing from the wet central Chocó region. *Thamnophilus bridgesi* is the Central American representative and both may be closely related to the poorly known *Th. praecox* of the upper Amazonian forest (Zimmer 1937).

Thamnophilus punctatus (Shaw)**Slaty Antshrike**

Specimens: *T. p. subcinereus* Todd: Río Tanela 3 ♂, 1 ♀, Frasquillo 1 ♂. *T. p. atrinucha* Salvin & Godman: Mutatá 2 ♂, 4 ♀, Río Chigorodó 1 ♂ (5 × 3 mm), 2 ♀ (2 and 10 mm), Río Ímamadó 2 ♀ (0.5 and 0.5 mm), Pavarandocito 1 ♂ (5 × 3 mm), 2 ♀ (2 and 2 mm), Juradó 1 ♀ (10 mm), Río Salaquí 2 ♂, 2 ♀, Río Truandó 1 ♂ (6 × 3 mm), 2 ♀ (0.5 and 1.5 mm), Río Uva 1 ♀ (2 mm).

A common antshrike in lower levels of the forest. The majority of the females collected are rather intensively colored on the underparts and

agree with a series of *atrinucha* from Guapi on the Pacific coast to the south. A few specimens are lighter, medium buff, on breast and belly. This confirms the remarks by previous authors (Chapman 1917, Hellmayr 1924) on the pronounced variability of this species. De Schauensee (1948—1952) mentions paler females from Murindó and Sautatá, referring them to *subcinereus*. I found three males from the Río Tanela on the western side of the Gulf of Urabá to be slightly paler gray than all males taken south of the Gulf of Urabá. This indicates the populations of the upper Sinú and Urabá regions should be labelled *T. p. subcinereus*. I refer the specimens from the Serranía de Abibe (Chigorodó, Imamadó, Pavarandocito) as well as from the Río Salaquí southward in the Pacific lowlands to the Chocó form *atrinucha*.

Clytoctantes alixi Elliot

Recurve-billed Bushbird

Specimens: None.

A secretive bird of dense tangled second-growth and forest borders. It is mainly restricted to northern Colombia where Carriker (1955) collected it at several localities in the Departments of Bolívar, Antioquia, Córdoba and Caldas. It is also known from the humid middle Magdalena Valley (near Ocaña and El Tambor) and from extreme northwestern Venezuela (Perijá range; De Schauensee 1966).

Xenornis setifrons Chapman

Speckle-breasted Antshrike

Specimens: None.

This rare secretive antshrike inhabits forest undergrowth along the lower slopes of the Baudó Mountains north to Cerro Tacarcuna and Armila in the San Blas region (Fig. 22 A; Wetmore 1972: 150). The restricted range of this taxonomically isolated bird is similar to that of *Crypturellus kerriæ* (Fig. 20 A); neither of these species has been found in the Urabá region.

Thamnistes anabatinus intermedius Chapman

Russet Antshrike

Specimen: Río Imamadó 1 ♂ (1.5 × 1 mm).

Dysithamnus puncticeps intensus Griscom

Spot-crowned Antvireo

Specimens: Mutatá 6 ♂, 2 ♀.

Quite common in the understory of the very humid forest near Mutatá. The bird ranges from there along the northern Andean foot hills to the lower Cauca Valley but is missing in the less humid forests around the Gulf of Urabá.

Myrmotherula surinamensis pacifica Hellmayr

Streaked Antwren

Specimens: Río Sinú, mouth of Río Nain 1 ♂ (3 × 2 mm), 1 ♀ (1.5 mm); Río Chigorodó 1 ♂ (4 × 3 mm); Mutatá 1 ♂, 1 ♀.

Myrmotherula fulviventris Lawrence**Checker-throated Antwren**

Specimens: *M. f. fulviventris* Lawrence: Río Truandó 1 ♂ (1.5 × 1 mm); Mutatá 2 ♀. *M. f. salmoni* (Chubb): Frasquillo 1 ♂ (2.5 × 1.5 mm).

The more intensively colored underparts of the birds from the lower Atrato Valley serve to distinguish them from the example of *M. f. salmoni* collected near Frasquillo in the upper Sinú Valley, which possesses a more whitish throat and chest.

This antwren is found in lower levels of the forest. It is a typical Chocó element, which extended its range northward into Honduras and eastward to the humid Magdalena Valley and remains widely separated from its Amazonian representative *M. leucophthalma* (recently observed for the first time in southeastern Colombia; De Schauensee 1964: 10).

Myrmotherula axillaris albigula Lawrence**White-flanked Antwren**

Specimens: Río Tanela 1 ♂; Río Imamadó 1 ♂ (7 × 3 mm); Pavarandocito 1 ♂; Mutatá 1 ♂, 2 ♀; Río Salaquí 1 ♂, 1 ♀; Río Truandó 1 ♀ (1 mm); Río Uva 1 ♂ (5 × 3 mm).

This rather common forest antwren has a continuous range around the northern tip of the Andes and is probably a recent immigrant from the Amazon basin into the trans-Andean region north to Honduras. See Skutch (1969) for a life history study of this bird.

Microrhopias quixensis consobrina (Sclater)**Dot-winged Antwren**

Specimen: Río Imamadó 1 ♂ (2 × 1 mm).

This forest bird advanced eastward into the humid Magdalena Valley and northward into Central America. There is a wide gap between the cis- and trans-Andean populations, as this species is missing from northeastern Colombia and Venezuela.

Formicivora grisea hondae (Chapman)**White-fringed Antwren**

Specimens: Serranía de San Jacinto (Cansona 1 ♂; San Isidro 1 ♂, 1 ♀; San Carlos 1 ♂).

The White-fringed Antwren inhabits thickets and bushy pastures in open northern Colombia.

Cercomacra tyrannina rufiventris (Lawrence)**Dusky Antbird**

Specimens: Acandí 1 ♂, 1 ♀; Río Truandó 2 ♂ (4 × 1.5, 3.5 × 2.5 mm), 1 ♀ (2 mm); Río Uva 2 ♂ (3 × 2 mm, 4 × 2 mm), 1 ♀ (1 mm).

This species ranges continuously around the northern tip of the Andes; it is lacking only in the Santa Marta region. See Skutch (1969) for a life history study of this bird.

Cercomacra nigricans Sclater**Jet Antbird**

Specimens: *C. n. nigricans*: Río Sinú, mouth of Río Nain 1 ♂ (3.5 × 2 mm); Tenche 1 ♂; Serranía de San Jacinto (San Carlos 1 ♂; San Cristóbal 1 ♂; Arroyo Cacao 1 ♂. *C. n. atrata* Todd: Sautatá 3 ♂, 1 ♀.

The specimens from Sautatá are referred to *atrata* because of the dark coloration of the female, which has no white markings on the underparts.

The Jet Antbird inhabits seasonal forest of northern Colombia and is missing from the Chocó lowlands.

Gymnocichla nudiceps (Cassin)**Bare-crowned Antbird**

Specimens: *G. n. nudiceps* (Cassin): Frasuquillo 2 ♂ (8 × 6, 9.5 × 5mm); Apartadó, 30 km southeast of Turbo 1 ♂ (8 × 3 mm). *G. n. sanctamartae* Ridgway: Serranía de San Jacinto (San Cristóbal 1 ♂).

This species has advanced into northern Colombia from Middle America, where it is widely distributed. It does not range into the Chocó region but remains restricted to the Urabá region and humid portions of the northern Colombian lowlands inhabiting thickets and second growth along rivers or near clearings. The populations near the Caribbean coast have dull black posterior underparts (*G. n. sanctamartae*). Although not recently reported from the Santa Marta region, the bird probably does occur there, because Marinkelle (1970) found it far to the east along the fairly humid northern flank of the Macuira Mountains, outer Guajira Peninsula.

Myrmeciza longipes panamensis Ridgway**White-bellied Antbird**

Specimens: Serranía de San Jacinto (Arroyo Camaroncito 1 ♀; 10 km west of San Jacinto 1 ♀).

This ground-dwelling antbird inhabits shady thickets in fairly open areas of northern South America. Wetmore (1972: 200) cites additional records from the Serranía de San Jacinto (Colosó), the Magdalena Valley (Santa Rosa, La Gloria, Ayacucho), and northeastern Colombia. The species is missing from the humid forest of the Urabá and Chocó regions.

Myrmeciza exsul Sclater**Chestnut-backed Antbird**

Specimens: *M. e. cassini* (Ridgway): Río Tanela 1 ♂; Río Guadualito 1 ♂; Río Tulapa 1 ♀; Río Chigorodó 1 ♂ (4 × 2 mm); Río Imamadó 1 ♂ (4 × 1.5 mm), 3 ♀ (0.5, 0.5, 1.5 mm); Pavarandocito 1 ♀ (1 mm); Mutatá 3 ♂, 2 ♀; Río Salaquí 2 ♀ (11 mm!); Río Truandó 1 ♀ (3 mm); Río Napipí 3 ♂ (2 × 1, 3 × 2, 4 × 2 mm), 1 ♀ (1.5 mm); Río Murri 2 ♂ (2 × 1, 5 × 2 mm); Quebrada Charrura 1 ♂. *M. e. maculifer* (Hellmayr): Río Uva 2 ♂ (3 × 1 mm).

The gray of the head and underparts in the series of *M. e. cassini* is lightest in the males taken near the Gulf of Urabá and darkens to blackish-gray southward in the Atrato Valley. The birds from the Río Napipí are somewhat variable and intermediate but are closer to the northern form *cassini*. The subspecies *niglarus* recently described by Wetmore (1962) from eastern Panamá includes the populations on the western coast of the

Gulf of Urabá near Acandí. One of the males from the Río Uva (*M. e. maculifer*) is closer in coloration to the slightly paler birds from the Río Murri and the Río Napipí; the second male, however, is dark blackish-gray underneath. The occurrence of *M. exsul* east of the Andes, suggested as a possibility by De Schauensee (1964, 1966), appears highly unlikely.

The Chestnut-backed Antbird is common in the forests of northwestern Colombia, where it forages in the dim light near the ground. Its characteristic song is often heard and consists of a short series of two or three full, mellow whistles "fee, few!" or "Fee feh few!" Skutch (1969) and Willis et al. (1972) published detailed biological studies of this antbird.

Myrmeciza laemosticta nigricauda Salvin & Godman **Dull-mantled Antbird**

Specimens: Río Imamadó 1 ♂ (3×1.5 mm).

A female taken by Carriker (1959) at the Río Nuquí is the only previous record of this species in the northern Chocó region. Dr. E. O. Willis (pers. comm.) found it in humid canyons of the upper Río Verde Valley and De Schauensee (1950 b) reported it from Quimari in the upper Sinú region. The presumed occurrence of this bird east of the Andes (De Schauensee 1964, 1966) seems most unlikely.

Gymnopathys bicolor (Lawrence)

Bicolored Antbird

Specimens: *G. b. bicolor* (Lawrence): Río Tanela 1 ♀; Mutatá 1 ♂. *G. b. daguae* Hellmayr: Río Truandó 2 ♂ (9×3 , 8×3.5 mm); Río Murri 1 ♂ (6×3 mm).

The specimens from the Truandó and Murri Rivers are referred to the southern form *daguae* on the basis of the intensively colored dark brown upperparts, the slightly blackish sides of the breast, and the large bill (20 mm). The female of the nominate form from the Río Tanela has the forehead gray as in the above specimens but is decidedly lighter brown throughout and has a smaller bill (18 mm). The northern *bicolor* intergrades with *daguae* in the Juradó and Salaquí region (De Schauensee 1948—1952) as well as east of the Atrato River in the Mutatá region (Haffer 1967 c).

Detailed studies of the behavior and nesting biology of this ant-following species have been prepared by Willis (1967) and Skutch (1969).

The trans-Andean *Gymnopathys bicolor* represents the Amazonian species *G. leucaspis* and *G. rufigula*. *G. leucaspis* is similar to its trans-Andean ally but has the sides of the neck and breast black. *G. rufigula* is rufescent, with paler underparts. It probably hybridizes locally with the white-bellied *G. leucaspis* in the border region of Colombia and Venezuela, where an intermediate population has been described by Phelps & Phelps, Jr. (1947) as *G. r. "pallidigula"* (P of Fig. 39). Further south, the Río Negro separates these two species. The Amazon River delimits the range of the *Gymnopathys rufigula* superspecies except near the base of the Andes in northeastern Peru (Fig. 39). *G. leucaspis* has crossed the Río Marañón



Fig. 39: Distribution of the *Gymnopithys* antbirds. The *G. rufigula* superspecies is comprised of *G. rufigula*, *G. leucaspis* and *G. bicolor*. *G. salvini* and *G. lunulata* together form a second superspecies.

Explanation: Hatched horizontally and crosses — *G. rufigula*. Encircled cross and P — *G. r. "pallidigula"* (probably a hybrid population between *G. rufigula* and *G. leucaspis*). Area dashed vertically and open circles — *G. leucaspis*. Area hatched vertically — *G. bicolor*. Stippled area and solid stars — *G. lunulata*. Shaded area and open squares — *G. salvini*. Andes Mountains above 2000 m elevation are in black.

southward in this area and has reached the valley of the lower Huallaga River.

South of the Amazon, *Gymnopithys salvini*, a gray bird with a barred tail, probably takes the place of *G. leucaspis*. *G. lunulata* occupies the Ucayali Valley of eastern Peru and ranges north along the eastern foothills of the Ecuadorian Andes at least to Putuimi (Fig. 39), where it is dominated by the sympatric *G. leucaspis* (Willis 1968). The absence of *G. leucaspis* and *G. rufigula* south of the Amazon may be due to a combination of ecologic competition with related species and the barrier effect of the Amazon River.

A similar situation exists in the allied antbird *Pithys albifrons*, a bird with long white plumes on the forehead, a gray back and chestnut underparts and tail. This species inhabits forest undergrowth north of the Amazon from the Andes east to the Atlantic coast (Fig. 40). It crossed the Río Marañón southward and advanced along the base of the Peruvian Andes to the headwater region of the Ucayali River. Ecologic competition with other antfollowing formicariids may prevent further range expansion eastward from Peru in the forests south of the Amazon (a record of *Pithys albifrons* from the south side of the Amazon, Río Arapiuns, needs confirmation; see Haffer 1974 b: 108). Like numerous other Amazonian birds this species did not reach the trans-Andean lowlands in western Colombia and Middle America.



Fig. 40: Distribution of the White-plumed Antbird, *Pithys albifrons*.

Explanation: No individual records are shown in southern Venezuela and in the Guianas where this species is common. It crossed the upper Amazon southward and reached the upper Ucayali Valley, but did not enter the trans-Andean lowlands. Andes Mountains above 2000 m elevation are in black.

Hylophylax naeviioides naeviioides (Lafresnaye)

Spotted Antbird

Specimens: Río Chigorodó 1 ♂ (2×1 mm); Río Imamadó 1 ♂ (3.5×2.5 mm), 1 ♀ (1.5 mm); Pavarandocito 1 ♂ (4×2.5 mm); Mutatá 1 ♂; Río Juradó 1 ♂ (3×1 mm), 1 ♀ (4 mm); Río Salaquí 3 ♂ (1.5×1 , 2×1.5 mm); Río Napipi 1 ♀ (1 mm); Río Uva 1 ♀ (2 mm).

This common forest bird is a typical Chocó element that advanced eastward into the middle Magdalena Valley and northward into Middle America (Nicaragua). Its cis-Andean representative in the Amazonian forest is the closely similar *Hylophylax naevia* (Fig. 12 F).

Wetmore (1972) found no consistent differences between *H. n. naevioides* and *H. n. subsimilis* and synonymized these subspecies. Willis (1972) published a detailed study on the behavior and the nesting ecology of the Spotted Antbird, which will be of general significance for future investigations of the biology of tropical forest birds.

Phaenostictus mcleannani mcleannani (Lawrence)

Ocellated Antbird

Specimens: Frasquillo 1 ♀ (0.5 mm); Río Truandó 1 ♂ (6.5 × 2.5 mm).

Wetmore (1972: 237) synonymized *P. m. chocoanus* with the nominate form. A detailed biological study of the Ocellated Antbird was published recently by Willis (1973). This species forms a monotypic genus and probably is an old trans-Andean isolate that has extended its range northward to Nicaragua and eastward to the upper Sinú—lower Cauca region; it apparently did not reach the Magdalena Valley. The nearest allies in Amazonia are among the species of *Phlegopsis*.

Formicarius analis (D'Orbigny & Lafresnaye)

Black-faced Antthrush

Specimens: *F. a. saturatus* Ridgway: Frasquillo 2 ♂ (testes enlarged, 7 and 15 mm long). *F. a. panamensis* Ridgway: Río Chigorodó 1 ♂ (11 × 3.5 mm); Río Truandó 1 ♂ (12 × 6 mm); also heard at the Río Napipi.

The specimens from the lower Atrato Valley (*F. a. panamensis*) are more richly colored above than the birds from the upper Sinú region, which represent *F. a. saturatus*.

This antthrush inhabits the entire Amazon region and has a continuous range around the northern tip of the Andes. It meets the trans-Andean representative *F. nigricapillus* in the northern Chocó region and in Middle America (Fig. 41). In the latter area, *F. nigricapillus* is restricted to the Caribbean slope of Costa Rica and western Panamá, where it inhabits the upper tropical and lower subtropical belt. *F. analis* is a common resident of the lowland forests but ranges up to 4500 feet in southwestern Costa Rica where *F. nigricapillus* is absent (Slud 1964). *F. analis* and *F. nigricapillus* may meet in the lowlands of northwestern Colombia. I did not encounter either species at the Río Uva or near Mutatá.

The Black-faced Antthrush walks over the forest floor with bobbing head and erect short tail like a little rail. The song is often heard and is easily imitated "tüt tütüt tü tü tüt". A fairly loud note is followed by a melancholy series of four or five whistled notes decreasing in loudness. The song of the northern Venezuelan population is longer, consisting of

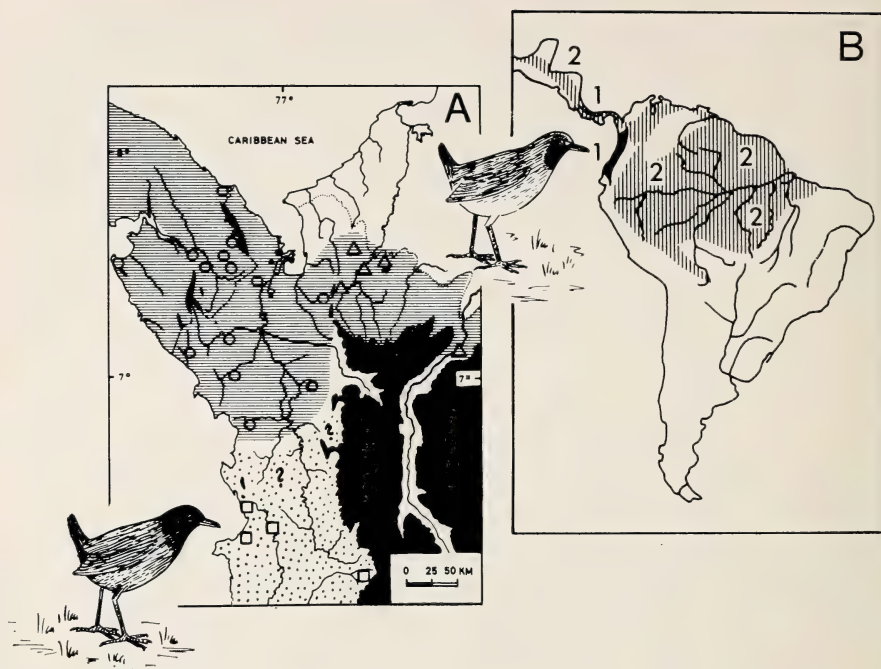


Fig. 41: Distribution of the terrestrial anthrushes, *Formicarius analis* superspecies.

Explanation: A Distribution of *F. analis* and *F. nigricapillus* in northwestern Colombia and eastern Panamá. Shaded area — *F. analis*; open circles — *F. a. panamensis*; open triangles — *F. a. saturatus*. Stippled area and open squares — *F. nigricapillus*. For identification of individual records see Haffer (1967 c). Note more extensive black coloration on the head, mantle, and breast in *F. nigricapillus*. B Generalized distribution of *F. nigricapillus* (1, solid area) and *F. analis* (2, area hatched vertically).

20 to 50 whistled notes and resembles that of *Chamaeza ruficauda* (Schäfer 1969). After the breeding season, the latter author encountered a sleeping assemblage in a *Miconia* bush which consisted of 10 birds each of *F. analis* and *Chamaeza campanisoma*. See Skutch (1969) for a detailed biological account of *F. analis*.

Pittasoma michleri Cassin

Black-faced Antpitta

Pittasoma rufopileatum Hartert

Rufous-crowned Antpitta

Specimens: None.

These two large antpittas form a superspecies and have no close relatives in Amazonia. The antpittas inhabit dense humid forest from Caribbean Costa Rica to western Ecuador (Fig. 42). *P. michleri* probably originated

in the Caribbean Costa Rica refuge and later advanced into Panamá and the Urabá region south to the Río Truandó. *P. rufopileatum* is a typical Chocó element ranging from northwestern Ecuador in the Pacific forests north to the Baudó Mountains and to Mutatá. Dunning (1970 and pers. comm.) captured and photographed a bird of this species at this latter locality. Both species may meet in the area of the Río Napipí. The study of the interrelationship of these markedly different species would be of particular interest. The underparts of the subspecies inhabiting the Atrato Valley (*P. rufopileatum rosenbergi*) is almost plain ochraceous but barred black and white in the Ecuadorian population *P. r. rufopileatum* (similar to *P. michleri*).

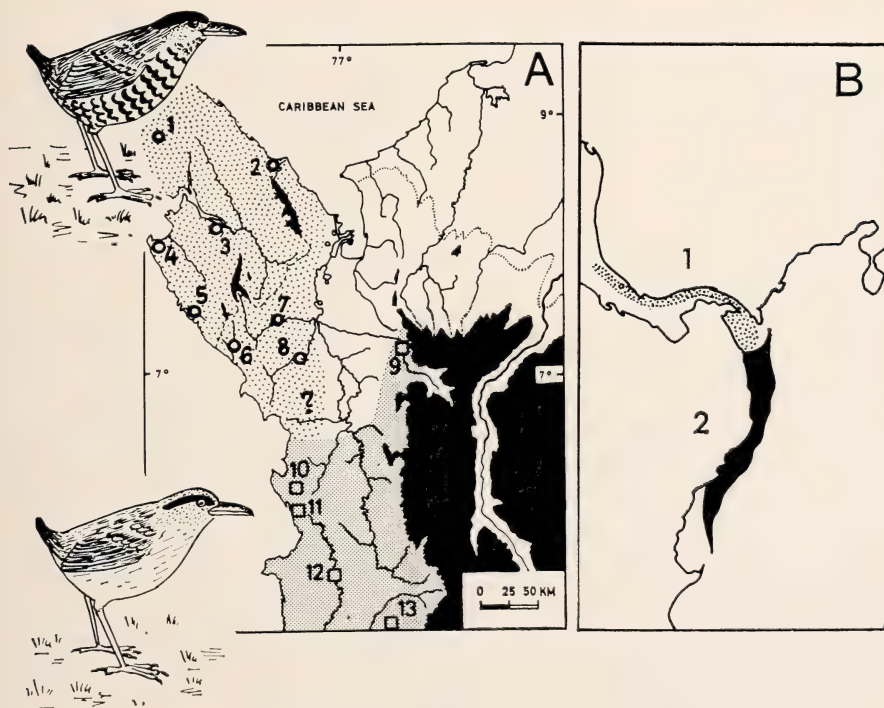


Fig. 42: Distribution of the terrestrial antpittas, *Pittasoma michleri* superspecies.

Explanation: **A** Distribution of *P. michleri* and *P. rufopileatum* in northwestern Colombia and eastern Panamá. Stippled area and open circles — *P. m. michleri*: 1 Cerro Chucantí, 2 Puerto Obaldia, Permé, and Armila, 3 lower Río Tuira, 4 Cerro Sapo, 5 Río Jaqué, 6 Río Juradó, 7 Río Salaquí, 8 Río Truandó (type locality). Shaded area and open squares — *P. rufopileatum rosenbergi*: 9 Mutatá, 10 Baudó Mountains (1065 m), 11 Río Jurubidá, 12 Río Baudó, 13 Nóvita. Black and white barring is present in the Ecuadorian form of *P. rufopileatum*. **B** Generalized distribution of *P. michleri* (1, stippled area) and *P. rufopileatum* (2, solid area).

Hylopezus perspicillatus Lawrence**Streak-chested Antpitta**

Specimens: *H. p. perspicillatus* Lawrence: Río Truandó 1 ♀ (1.5 mm). *H. p. pallidior* (Todd): Quebrada Charrura 1 ♂. *H. p. periophthalmicus* Salvadori & Festa: Río Murri 1 ♂; Mutatá 1 ♀.

The bird from the Río Truandó (*perspicillatus*) has a white throat as *pallidior* of the upper Sinú region. However, the breast is streaked black and white and the upperparts are more deeply colored. The specimens from the Atrato Valley (Río Murri, Mutatá) agree in the coloration of the breast with birds from the Chocó region farther south. The breast is streaked black and fulvous, not pure white as in the specimen from the Río Truandó.

Lowery et al. (1969) recommended to separate the species *perspicillata*, *fulviventris* and several others from the genus *Grallaria* and to unite them under Ridgway's designation *Hylopezus*.

I found *H. perspicillatus* in the interior of the forest where the floor was rather open. The voice differs appreciably from that of *H. fulviventris*: The call is a "series of clear, melancholy whistles, at first rising a little in pitch, then falling off in three descending couplets" (Eisenmann 1952, Slud 1964, Skutch 1969).

Hylopezus fulviventris barbacoe (Chapman)**Fulvous-bellied Antpitta**

Specimen: Río Tolo 1 ♂.

The characteristic song of this antpitta consists of a series of 8 to 10 clear notes rising in pitch and somewhat accelerating and increasing in loudness toward the end. I met this terrestrial species in dense tangled *Heliconia* thickets bordering a watercourse and merging backward with high forest. A male was taken at the Río Tolo west of the Gulf of Urabá; other birds were heard along small creeks in the forested Río Imamadó Valley and along overgrown forest borders near Mutatá and Alto Bonito (Haffer 1967 c). Wetmore (1972) reported this antpitta from the upper Sinú Valley (Quebrada Salvajín). It is probably a fairly common bird in the Chocó region but few records exist because of its secretive nature. Although a bird may be heard singing on the ground at one or two meters distance, it remains unobserved in the tangled vegetation which it favors. *H. fulviventris* is an antpitta that is particularly difficult to collect.

Cotingidae

Cotinga nattererii (Boissonneau)**Blue Cotinga**

Specimens: None.

The Blue Cotinga is a typical Chocó element that extended its range into central Panamá and around the northern tip of the Andes into the middle Magdalena Valley, and it has been recorded in the forested

Maracaibo basin of northwestern Venezuela. It is rather rare in the Urabá region, where it is restricted to the more humid areas. I observed only one pair perched on a low guarumo (*Cecropia*) tree on a small clearing in the heavily forested Río Nain Valley, upper Sinú region, opposite from Tukurá (30 August 1958).

The genera *Attila*, *Laniocera*, *Rhytipterna* and several others previously listed here, have been transferred to the Tyrannidae (De Schauensee 1970, Snow 1973).

Lipaugus unirufus unirufus Sclater

Rufous Piha

Specimens: Río Tanela 1 ♂, 1 ♀; Quebrada Charrura 1 ♀.

This trans-Andean forest bird is known in Colombia from the Pacific coast east into the humid middle Magdalena Valley. Marinkelle (1970) reported it from the humid northern flank of the otherwise very arid Serranía de Macuira, outer Guajira Peninsula (G in Fig. 13 D), far removed from the nearest known localities in central Colombia.

Pachyramphus cinnamomeus Lawrence

Cinnamon Becard

Specimens: *P. c. cinnamomeus* Lawrence: Río Currulao 1 —; Río Guadualito 2 —; Sautatá 1 —; Río Chigorodó 1 ♂ (12 × 6 mm), 2 ♀ (0.5 mm); Mutatá 1 ♂; Riosucio 1 ♂, 1 ♀; Río Napipi 1 ♂ (7 × 5 mm); Río Uva 1 ♂ (10 × 5 mm); Quebrada Charrura 1 ♀. *P. c. magdaleneae* Chapman: Serranía de San Jacinto (San Juan Nepomuceno 1 ♀).

The trans-Andean Cinnamon Becard advanced eastward into northwestern Venezuela occupying the forests in the Maracaibo basin and along the eastern base of the Cordillera Oriental of Colombia south at least to Villavicencio (Buenavista; Chapman 1917); see Fig. 13 E. It is probably in contact with its cis-Andean representative *P. castaneus*, which inhabits the coastal mountains of Venezuela and the Amazon basin. Both species are similar and very probably exclude each other geographically as a result of ecologic competition (see also Snow 1973: 19–20).

Marinkelle (1970) collected a specimen of *P. cinnamomeus* in the humid northern flank of the Serranía de Macuira, outer Guajira Peninsula, in northeastern Colombia. This bird is an example of the nominate subspecies as are the specimens from the Santa Marta region, the middle Magdalena Valley, and the Maracaibo basin. The pale form, *P. c. magdaleneae*, is restricted to the hills of the Serranía de San Jacinto near the Caribbean coast (where I collected a pale bird) and the lower Magdalena region (Algodonal where the type was obtained). Wetmore (1972: 278) synonymized *P. c. magdaleneae* and *P. c. cinnamomeus* but it is not clear whether he had material for comparison from the dry Caribbean lowlands of northern Colombia.

Pachyramphus rufus (Boddaert)**Cinereous Becard**

Specimen: Serranía de San Jacinto (San Juan Nepomuceno 1 ♂).

This is a bird of wooded savanna country which avoids the forested Urabá and Chocó regions, where I never encountered it. *P. rufus* is widely separated from its Pacific representative *P. spodiurus* of western Ecuador.

Pachyramphus homochrous (Sclater)**One-colored Becard**

Specimens: *P. h. homochrous* (Sclater): Río Uva 1 ♂ (14 × 6 mm). *P. h. quimarinus* (De Schauensee): Río Tanela 1 ♀, Río Guadualito 1 ♀, Río Mulatos 1 ♀.

This trans-Andean forest becard advanced eastward into the Maracaibo basin of northwestern Venezuela and westward to central Panamá (Fig. 13 F). It appears to be missing from the Pacific lowlands of southwestern Colombia, as no record is known from this region. The Middle American representative *P. aglaiae* is considered to be conspecific with *P. homochrous* by Webster (1963) and Snow (1973). A wide gap separates *P. homochrous* from its cis-Andean representative *P. minor* (Fig. 13 F). These species resemble each other in size and plumage color.

Tityra semifasciata columbiana Ridgway**Masked Tityra**

Specimen: Serranía de San Jacinto (Lázaro 1 ♀).

The tityras are not common in the Urabá region, where we did not collect them. Marinkelle (1970) reported this bird from the humid northern flank of the Serranía de Macuira on the outer Guajira Peninsula.

Querula purpurata (Müller)**Purple-throated Fruitcrow**

Specimens: Unguía 1 ♂, 2 ♀; Domingodó, lower Atrato River 1 ♂; Río Guadualito 1 —. *Taxonomy:* Monotypic. The trans-Andean populations are widely separated from the Amazonian main range of this species.

Groups of three to five birds are often seen in the forests around the Gulf of Urabá. Snow (1971) gave a biological account of this species based on observations made in Guyana.

Pipridae

Pipra erythrocephala erythrocephala (L.)**Golden-headed Manakin**

Specimens: Río Tanela 3 ♂, 2 ♀; Frasuquillo 1 ♀; Río Chigorodó 1 ♀ (2 mm); Río Imamadó 1 ♂ (7 × 3.5 mm); Pavarandocito 4 ♂ (5 × 3, 5 × 3, 6 × 3.5, 7 × 4 mm); Mutatá 12 ♂, 1 ♀; Río Napipi 1 ♀ (1.5 mm); Río Murri 1 ♂ (4.5 × 3 mm).

See next species for comments. Snow (1962 b) prepared a detailed biological account of this species.

Pipra mentalis minor Hartert**Red-capped Manakin**

Specimens: Mutatá 2 ♂, 1 ♀; Río Uva 4 ♂ (5 × 3 mm in three males, 6 × 3 mm), 1 ♂ imm. (4 × 2 mm).

The Red-capped and the Golden-headed Manakin replace each other geographically in the lower Atrato Valley (Fig. 43), where *P. mentalis* occurs north to the Río Uva and Mutatá. *P. erythrocephala* inhabits the Urabá region and the lower Atrato Valley south to the Napipí and Murri Rivers (Haffer 1967 b). Interactions of these parapatric manakins along the contact zone are unknown. Occasional hybrids occur where these species meet in eastern Panamá (Dr. E. Eisenmann, pers. comm.). The Amazonian *P. erythrocephala* ranges around the northern tip of the Andes and occupied a peculiar gap in the range of the trans-Andean *P. mentalis*. Both species form a zoogeographic species (= superspecies) together with the red-capped *P. rubrocapilla* of southern Amazonia and southeastern Brazil as well as *P. chloromeros* of eastern Peru and Bolivia (Fig. 43 B).

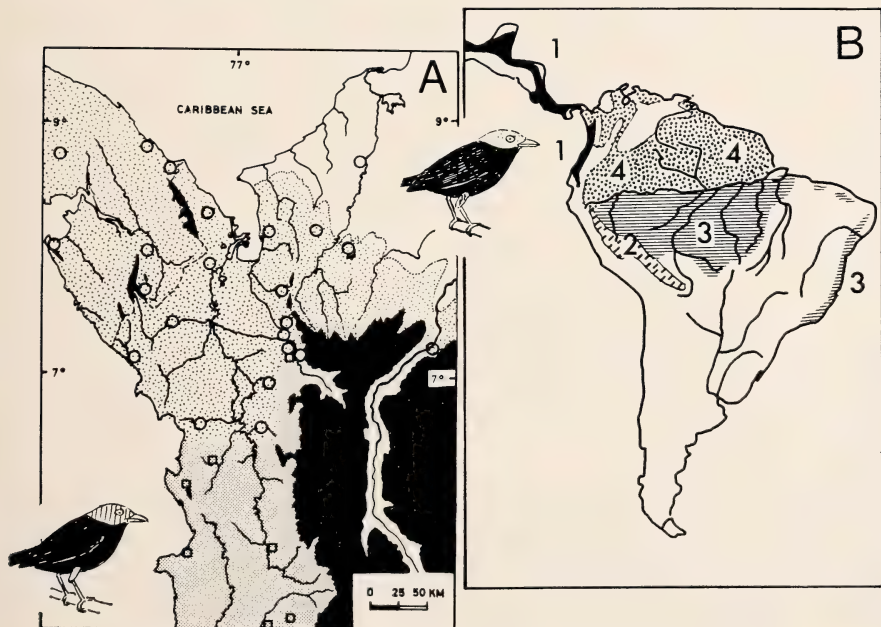


Fig. 43: Distribution of the *Pipra erythrocephala* superspecies.

Explanation: A Distribution of *P. erythrocephala* and *P. mentalis* in northwestern Colombia and easternmost Panamá. Modified from Haffer (1967 b). Stippled area and open circles — *P. e. erythrocephala*. Shaded area and open squares — *P. mentalis minor*. Plumage color in males of both species is mainly black with a yellow cap in *erythrocephala* and a red cap in *mentalis*. B Generalized distribution of *P. mentalis* (1, solid areas); *P. chloromeros* (2, dashed area); *P. rubrocapilla* (3, area hatched horizontally); *P. erythrocephala* (4, stippled area). Another species of this group, *P. cornuta*, inhabits montane forests of the table mountains in southern Venezuela.

Pipra coronata minuscula Todd**Blue-crowned Manakin**

Specimens: Río Tanela 2 ♂; Río Imamadó 1 ♂, 2 ♀; Mutatá 4 ♂, 11 ♀; Río Napipí 2 ♀ (1 mm); Río Murri 1 ♀ (2 mm); Río Uva 9 ♂ (2×1 , 5×3 , mm in six males, 4×2 , 6×3 mm), 3 ♀ (1, 2, and 10 mm).

The trans-Andean populations (*P. c. velutina* and *minuscula*) are widely separated in northeastern Colombia and northern Venezuela from the Amazonian forms.

Chiroxiphia lanceolata (Wagler)**Lance-tailed Manakin**

Specimen: Serranía de San Jacinto (San Jacinto 1 ♂).

This manakin inhabits dry forests and thickets in northern Colombia (Serranía de San Jacinto; also observed at Coveñas near the mouth of the Río Sinú). It ranges around the Santa Marta Mountains and is found throughout northern Venezuela. The species is missing in the humid forests of northwestern Colombia but recurs in the dry Pacific lowlands of Panamá and extreme southwestern Costa Rica (Slud 1964). It is replaced in Pacific northern Middle America by *C. linearis* and in southeastern Venezuela, Trinidad and Amazonia by *C. pareola*.

Manacus manacus abditivus Bangs**White-bearded Manakin**

Specimens: Serranía de San Jacinto (Cansona 1 ♂; Arroyo Camaroncito 1 ♂ imm.; Lázaró 1 ♂). *Taxonomy:* This Amazonian manakin is composed of several clinal subspecies and geographical isolates (southeastern Brazil and western Ecuador). It forms a superspecies with trans-Andean *M. vitellinus*, *M. aurantiacus* and *M. candei*.

The White-bearded Manakin is fairly common in densely overgrown valleys of the Serranía de San Jacinto. We found it also in the hills at Coveñas near the mouth of the Río Sinú; this is the westernmost record of the species along the Caribbean coast. Marinkelle (1970) reported this species from the Guajira Peninsula. See Snow (1962 a) for a detailed biological study.

Manacus vitellinus (Gould)**Golden-collared Manakin**

Specimens: *M. v. vitellinus* (Gould): Río Tanela 2 ♂; Sautatá 1 ♀; Río Cope 1 ♂ (4×3 mm), 1 ♂ imm. These birds agree best with the color stage of nominate *vitellinus* reported by Wetmore (1959) from Necoclí north of the Río Cope and Turbo and from Acandí. *M. v. milleri* Chapman: Quebrada Charrura 2 ♂. *M. v. viridiventris* Griscom: Río Chigorodó 1 ♂ (7×4 mm), 1 ♂ imm. (4×2.5 mm) 1 ♀; Río Imamadó 1 ♂ (6×4 mm), 1 ♂ imm. (4.5×2.5 mm); Mutatá 2 ♂, 1 ♀, 1 —; Río Truandó 2 ♂ (6×2.5 , 6×3.5 mm), 1 ♂ imm. (4.5×2.5 mm), 1 ♀ (1.5 mm); Río Napipí 5 ♂ (5×2 , 5×3 , 6×3 , 6.5×3.5 , 6.5×3 mm), 1 ♂ imm. (5×2 mm), 2 ♀ (1 and 2 mm); Río Uva 2 ♂ (5×3 , 6×3 mm), 2 ♀ (1 and 9 mm).

The young male from the Río Truandó was taken while dancing among a group of adult males. This confirms what has been said by various authors before that green-plumaged dancing birds are probably in most if not all cases immature males rather than females.

The populations of the yellow-breasted *M. vitellinus* can be arranged in a color cline in northwestern Colombia. Intensively pigmented populations (*viridiventris*) inhabit the humid Chocó lowlands north to the Río Truandó and Río Chigorodó and grade into the intermediate color stage of the nominate form *vitellinus* around the Gulf of Urabá (Turbo, Necoclí, Sautata, Acandí). To the east, the yellow and green colors of the males are much paler in the populations inhabiting the Río San Jorge and lower Cauca regions (*M. v. milleri*); see Haffer & Borrero 1965, Wetmore 1959. The birds from the upper Sinú River are somewhat intermediate but still closer to *M. v. vitellinus* (Wetmore 1959).

Manacus vitellinus probably was differentiated in the Chocó Refuge and later met *M. manacus* and the Middle American *Manacus candei* in the lower Cauca region and in extreme eastern Costa Rica, respectively. Hybridization apparently takes place in both these areas which may be designated zones of overlap and hybridization (Short 1969). These forms are best treated as semispecies and given species status taxonomically; see Haffer (1967 a, 1974) for further discussion and distribution maps.

Chloropipo holochroa litae Hellmayr

Green Manakin

Specimens: Río Uva 1 ♀ (2 mm); Mutatá 1 ♀

Wetmore (1972: 325) included *C. h. suffusa* in the synonymy of *C. h. litae*.

Sapayoa aenigma Hartert

Broad-billed Manakin

Specimens: Mutatá 1 ♀; Río Murri 1 ♂ (8 × 4 mm); Río Cuía, western tributary of lower Río Bojayá 1 ♀; Río Uva 1 ♂ (7 × 4 mm).

This is a very distinct western Colombian isolate (monotypic genus) whose nearest Amazonian relative remains unknown. I met the Broad-billed Manakin in intermediate levels of the forest interior.

Schiffornis turdinus (Wied)

Thrush-like Manakin

Specimens: *S. t. panamensis* Hellmayr: Río Salaquí 1 ♂, 1 ♀. *S. t. stenorhynchus* (Sclater & Salvin): Quebrada Charrura 1 ♂.

The bird from the Quebrada Charrura is paler in plumage color than a series from the middle Magdalena Valley.

Tyrannidae

Sayornis nigricans (Swainson)

Black Phoebe

Specimens: None.

I observed the Black Phoebe along steep rocky river banks in the forested upper Sinú Valley (Río Naín, Río Verde) and near Mutatá along the Río Sucio, where the banks form cliffs over 15 meters high (see Plate 7, Fig. 1).

Colonia colonus leuconota (Lafresnaye)**Long-tailed Tyrant**

Specimens: Río Currulao 1 ♂, 1 ♀; Río Mulatos 1 ♂; Río Imamadó 1 ♂ (2.5 × 2 mm); Mutatá 1 ♂, 1 ♀; Río Cope 1 ♂ imm.; also observed along the Río Tanela, Tulapa, Truandó, and Napipí; Quebrada Charrura 1 —; Serranía de San Jacinto (Arroyo Camaroncito 1 —; Arroyo Tigre 1 ♂; Lázaro 1 ♂; San Cristóbal 1 ♀).

The records from the Serranía de San Jacinto show that this species ranges almost to the Caribbean coast in northern Colombia. However, it is not found in the Departamento Atlántico or in the Santa Marta region.

The Long-tailed Tyrant flycatches from dead trees on recent clearings in forested areas and is fairly widespread. Skutch (1960, 1972) gave data on behavior and breeding biology.

Fluvicola pica pica (Boddaert)**Pied Water-Tyrant**

Specimen: Riosucio 1 ♂.

Haffer (1959) reported sight records of this water-tyrant, which is common in the marshes of the lower Sinú Valley and recurs in the lower Atrato Valley and in marshes along the Pacific coastal lowlands of eastern Panamá (Wetmore 1972); see Plate 6, Fig. 1.

Arundinicola leucocephala (L.)**White-headed Marsh-Tyrant**

Specimens: Tenche 1 ♀.

Observed in the marshes of the lower Cauca and Sinú Rivers as well as along the lower Río Atrato (Riosucio). Like *Chauna chavaria* and *Agelaius icterocephalus* this marsh-tyrant also reaches the western limit of its range in the extensive marshes of the lower Atrato Valley.

Machetornis rixosus flavigularis Todd**Cattle Tyrant**

Specimens: Tenche 2 ♀ (March 29 and 31).

I observed this flycatcher on open lawns at Coveñas, near the mouth of the Río Sinú, in July 1964. Recently fledged immature birds were also present at that time. Dugand (1947) stated that he found the Cattle Tyrant in Departamento Atlántico only during the months of December to April and assumed the bird leaves the area during the rest of the year.

Muscivora tyrannus sanctaemartae Zimmer**Fork-tailed Flycatcher**

Specimen: Serranía de San Jacinto (San Cristóbal 1 ♂).

Tyrannus tyrannus (L.)**Eastern Kingbird**

Specimens: Río Tolo 1 ♂ (10 March 1959); Serranía de San Jacinto (San Isidro 1 ♂, 1 ♀, September 19 and 20, 1960).

Plate 6



Fig. 1: Pied Water-Tyrant, *Fluvicola pica*, inhabits open river banks and marshes of the swampy Sinú and lower Atrato Valleys and recurs on the Pacific side of eastern Panamá. Foto J. I. Borrero.



Fig. 2: Yellow-hooded Blackbird, *Agelaius icterocephalus*, is a bird of open marshes and grass swamps ranging from the lower Atrato Valley and the Sinú River in the Tropical Zone to the lakes of the Savanna de Bogotá at 2600 m elevation. Foto J. I. Borrero.

Plate 7



Fig. 1: Black Phoebe, *Sayornis nigricans*, was occasionally observed near cliffs along forest rivers in northwestern Colombia. Foto: J. I. Borrero.



Fig. 2: Nest cavity of the Pied Puffbird, *Notharchus tectus subtectus*, in a termitary 5 m above the ground. Forest clearing in the upper Sinú Valley near Frasquillo, 10 June 1963. Foto: J. Haffer.

Tyrannus melancholicus chloronotus Berlepsch **Tropical Kingbird**

Specimens: Río Mulatos 1 ♂; Turbo 1 ♀; Sautatá 1 ♂; Unguía 1 ♂; Río Tolo 1 ♂; Tierra Alta 1 ♂; Tenche 1 ♀; Yatí 1 ♂, 1 —.

A common bird throughout the area.

Megarhynchus pitangua pitangua (L.) **Boat-billed Flycatcher**

Specimens: Serranía de San Jacinto (San Carlos 1 ♀).

Myiodynastes maculatus difficilis Zimmer **Streaked Flycatcher**

Specimens: Río Mulatos 2 ♀; Río Guadualito 3 ♂, 1 ♀; Sautatá 1 ♀; Río Tolo 1 ♂; Acandí 1 ♂; Quebrada Charrura 1 ♀; Serranía de San Jacinto (San Carlos 1 ♂; Arroyo Tigre 1 ♀).

Myiozetetes cayanensis hellmayri Hartert & Goodson **Rusty-margined Flycatcher**

Specimens: Río Mulatos 1 ♀; Río Guadualito 1 ♂, 1 —; Sautatá 2 ♂, 1 ♀; Mutatá 2 ♀; Titumate 1 ♀; Río Tanela 1 ♂.

Myiozetetes similis columbianus Cabanis & Heine **Social Flycatcher**

Specimens: Serranía de San Jacinto (San Isidro 1 ♂; Lázaro 1 ♂; Arroyo Tigre 1 ♂).

Myiozetetes granadensis occidentalis Zimmer **Gray-capped Flycatcher**

Specimens: Río Tanela 1 ♂, 1 ♀.

Pitangus sulphuratus (L.) **Great Kiskadee**

Specimens: *P. s. rutipennis* (Lafresnaye): Serranía de San Jacinto (Arroyo Playón 1 ♀). *P. s. caucensis* Chapman: Yatí 1 ♀.

Very common in the open northern Colombian plains, particularly in and around village gardens, but missing from forested areas; not observed in cleared areas around the Gulf of Urabá.

Pitangus lictor panamensis Bangs & Penard **Lesser Kiskadee**

Specimens: Río Guadualito 1 ♂, 1 ♀; also observed along the lower Río Truandó.

This flycatcher is found around the Gulf of Urabá but does not enter the more humid lowlands in the Chocó region.

Attila spadiceus sclateri Lawrence **Bright-rumped Attila**

Specimens: Acandí 1 ♀; Río Tulapa 1 ♀.

The characteristic call of this attila was heard at many localities around the Gulf of Urabá, where the bird is rather common, but less so in the more humid Chocó forests. The loud call is described by Chapman (in Eisenmann 1952) as a measured emphatic "beat-it, beat-it, beat-it, no-ó-w" and Slud (1964) transcribed it equally well with "weéit weéit weéit weéit weeee".

Snow (1973) accepted the transfer of the genera *Attila*, *Laniocera*, and *Rhytipterna* (but not *Lipaugus*!) to the Tyrannidae, near *Myiarchus*.

Laniocera rufescens griseigula De Schauensee **Speckled Mourner**

Specimens: Quebrada Charrura 1 ♀.

Rhytipterna holerythra holerythra (Sclater & Salvin) **Rufous Mourner**

Specimens: Río Tanela 1 ♀; Río Cutí (south of Río Tanela) 1 ♂; Río Salaquí 1 ♀.

Very similarly colored relatives of this species in northwestern Colombia are *Laniocera rufescens* and *Lipaugus unirufus*. All are rufous-brown, with minor differences that are hard to see in the dim light of the forest. However, the calls help to distinguish these birds in the field (Slud 1964).

The above mentioned species are strictly trans-Andean and represent the Amazonian forms *Laniocera hypopyrrha*, *Rhytipterna simplex* and *Lipaugus vociferans*, respectively (Fig. 13 B, C, D). The latter species also resemble each other strikingly by their uniform gray plumage. It is interesting to note that, upon reaching the trans-Andean lowlands, the plumage color was changed from gray to rufous-brown in all three rather distantly related birds.

Myiarchus crinitus (L.) **Great-crested Flycatcher**

Specimens: Río Mulatos 1 ♂ (January 11); Río Guadualito 1 ♀ (February 12); Río Tanela 1 ♂ (March 7).

Myiarchus panamensis panamensis Lawrence **Panamanian Flycatcher**

Specimens: Río Tanela 1 ♂, Mutatá 1 ♀, Serranía de San Jacinto (Arroyo Camaroncito 1 ♂). This species was previously considered conspecific with *M. ferox* but W. Lanyon (in Morony et al. 1975: 168) separated *M. panamensis* specifically.

Myiarchus venezuelensis venezuelensis Lawrence **Venezuelan Flycatcher**

Specimens: Serranía de San Jacinto (Cansona 1 —). W. Lanyon (in Morony et al. 1975: 168) separated this form specifically from *M. ferox* and *M. panamensis* with which it was combined previously.

Our specimen from the Serranía de San Jacinto has the outer web of the outermost rectrix whitish-brown in contrast to the dark inner web. The remaining rectrices and the primaries are narrowly edged with cinnamon-rufous. Therefore, this individual as well as three specimens from Los Pendales, Dep. Atlántico, in the Bogotá collection are referable to *M. v. venezuelensis* (see also Haffer et al. 1965: 43). This species may be sympatric with *M. panamensis* in the Serranía de San Jacinto unless the specimen of one of these closely similar flycatchers in our collection was a migrant.

Myiarchus tuberculifer (Lafresnaye and d'Orbigny)**Dusky-capped Flycatcher**

Specimens: *M. t. pallidus* Zimmer & Phelps: Serranía de San Jacinto (Cansona 1 ♂, Arroyo Camaroncito 1 ♂, Lázaro 2 ♂). *M. t. brunneiceps* (Lawrence): Río Guadualito 1 ♂; Frasuquillo 1 ♀; Río Salaquí 1 ♂; Río Tanela 1 ♂, 1 ♀.

The bird from the upper Sinú River (Frasquillo) is paler than specimens from the Río Tanela and the Río Guadualito near the Gulf of Urabá; it is somewhat similar to *M. t. pallidus* of northern Colombia. The male from the Río Salaquí has the crown and tail darker than in Urabá birds, the former being almost blackish brown; the back is less green thus showing an approach towards the western Colombian form *nigriceps*.

Contopus virens virens (L.)**Wood Pewee**

Specimens: Río Cope 1 ♀ (April 19).

Empidonax virescens (Vieillot)**Acadian Flycatcher**

Specimens: Sautatá 1 — (February 17, 1959).

Empidonax traillii traillii (Audubon)**Traill's Flycatcher**

Specimens: Sautatá 1 ♂ (March 21, 1959); Yatí 1 ♂ (December 4).

Mitrephanes phaeocercus berlepschi Hartert**Tufted Flycatcher**

Specimens: Mutatá 1 ♂.

The Tufted Flycatcher is widespread from Mexico south to western Ecuador. It represents *M. olivaceus* of the eastern slope of the Andes in Peru and Bolivia, which sometimes is treated as conspecific (De Schauensee 1966). *M. phaeocercus* inhabits humid subtropical forests between 4 000 and 8 000 feet in Middle America (Webster 1968). On the other hand, in western Colombia and western Ecuador, this species inhabits the tropical lowlands (*M. p. berlepschi*), where excessively humid forests may offer similar ecological conditions as the montane forests occupied in other parts of the range. In contrast to the statements by De Schauensee (1966: 355) and Haffer (1967 c: 143) the range of *M. p. berlepschi* is continuous along the Pacific lowlands of western Colombia (Webster 1968): Mungaridó, "Malugita" (probably Malaguita on the lower Río San Juan) in the central Chocó, and "La Guayancana" (i. e. La Guayacana) in southwestern Colombia, Dep. Nariño.

Terenotriccus erythrurus fulvicularis (Salvin & Godman)**Ruddy-tailed Flycatcher**

Specimens: Río Tanela 1 ♂; Sautatá 1—; Pavarandocito 1 ♂ (6 × 4 mm); Río Salagui 1 ♂; Río Uva 1 ♂ (5 × 3 mm).

The trans-Andean populations of this widespread small forest flycatcher are separated by a wide gap from the Amazonian populations.

Aphanotriccus audax (Nelson)**Black-billed Flycatcher**

Specimens: None.

A rare northern Colombian flycatcher that extended its range into eastern Panamá (Fig. 20 D). Previously known in Colombia only from Quimarí (De Schauensee 1950 b), Carriker collected it at Socarré on the upper Río Sinú, near Santa Rosa, Colosó, and Casacará (Wetmore 1972: 487). I did not meet it in the Urabá region, although it probably does occur there.

Authors variously combined this species generically with *A. capitalis* of Nicaragua — Costa Rica or have placed it in the monotypic genus *Praedo*.

Myiobius barbatus aureatus Bangs**Sulphur-rumped Flycatcher**

Specimens: Río Imamadó 2 ♂ (7×3.5 , 9×4 mm), 1 ♀ (0.5 mm); Mutatá 1 ♂, 1 ♀; Río Napipí 1 ♂ (6×3 mm).

This flycatcher occurs in humid forests. The trans-Andean populations are sometimes separated from the Amazonian population under the designation *M. sulphureipygius*.

Myiobius atricaudus atricaudus Lawrence**Black-tailed Flycatcher**

Specimens: Serranía de San Jacinto (Arroyo Camaroncito 1 ♂).

Similar in behavior and coloration to the preceding species. It flicks its wings like *M. barbatus* during foraging thus displaying the yellow rump. The Black-tailed Flycatcher inhabits dry to moist tropical forests in the Caribbean lowlands and is not found in the Chocó region, where *M. barbatus* occurs (the birds listed by Olivares, 1958, as *M. "atricaudus"* from Guapi actually belong to *M. barbatus aureatus*). Specimens of *M. atricaudus* taken in the dry upper Dagua Valley (De Schauensee 1948—1952) indicate that the species probably crossed over the low divide from the Cauca Valley like other forms (such as *Myiopagis viridicata*, *Todirostrum sylvia*, *Pipra erythrocephala*).

Onychorhynchus mexicanus fraterculus Bangs**Royal Flycatcher**

Specimens: Quebrada Charrura 1 ♀; Serranía de San Jacinto (San Christóbal 1 ♂, 1 ♀).

This beautiful flycatcher avoids the more humid forests in the Chocó and Urabá regions, where I did not find it.

Platyrinchus coronatus superciliaris Lawrence**Golden-crowned Spadebill**

Specimens: Río Chigorodó 1 ♂ (8×4 mm); Río Imamadó 1 ♀ (1 mm); Mutatá 1 ♂, 1 ♀; Río Salaquí 1 ♀; Río Uva 1 ♂ (4×2 mm).

The bird from the Río Uva is decidedly darker on the back and breast than the other specimens from the lower Atrato region. This was already pointed out by De Schauensee (1948—1952: 838) for birds from the Río Baudó. Possibly the population inhabiting the Chocó region deserves taxonomic recognition as a more intensively colored clinal subspecies.

Cnipodectes subbrunneus panamensis Zimmer**Brownish Flycatcher**

Specimens: Pavarandocito 1 ♂ (8×5 mm), 1 ♂ imm.

Tolmomyias sulphurescens (Spix)**Yellow-olive Flycatcher**

Specimens: *T. s. exortivus* Bangs: Serranía de San Jacinto (Cansona 1 ♂, Arroyo Playón 1 ♂). *T. s. asemus* (Bangs): Río Napipí 1 ♀ (1 mm), Río Uva 1 ♀ (1 mm).

Another female bird from the Río Tanela has a light grayish breast and a whitish gray throat; the crown is gray washed with olivaceous. This bird might be referred to *T. s. flavoolivaceus*.

Tolmomyias flaviventris subsp.**Yellow-breasted Flycatcher**

Specimens: Frasquillo 1 ♀ imm.

Birds from the humid upper Sinú Valley are very close in coloration to the cis-Andean form *T. f. collingwoodi* (De Schauensee 1948—1952: 841 and 1950 b). Adult specimens are needed to establish the identity of the population inhabiting the Sinú region.

Rhynchocyclus olivaceus bardus (Bangs & Barbour) **Olivaceous Flycatcher**

Specimens: Río Tanela 1 ♀, Sitio Nuevo, upper Río San Jorge 1 ♂ (testes 9 mm long), Río Chigorodó 1 ♀ (0.5 mm), Pavarandocito 1 ♂ (7.5 × 4 mm), Río Salagui 1 ♂, 1 ♀ (2 mm), Río Napipi 1 ♂ (7 × 4 mm). The bird from the Río Tanela was erroneously reported by Haffer (1959) as *R. brevirostris*.

See next species for comments.

Rhynchocyclus brevirostris pacificus (Chapman) **Eye-ringed Flycatcher**

Specimens: Mutatá 2 ♂, 1 ♀; Río Uva 2 ♂ (10 × 5, 10 × 6 mm), 1 ♀ (2 mm).

R. olivaceus and *R. brevirostris* replace each other geographically in the lowlands of northwestern Colombia but both occur in eastern Panamá where they inhabit different altitudinal zones (Fig. 44). *R. brevirostris* is found on the higher mountain ranges while *R. olivaceus* occupies the forested lowlands. Haffer (1967 b) discussed the interrelationship of these species in northwestern Colombia and suggested that the population of *R. olivaceus mirus* (De Schauensee 1950 a) from Murindó in the lower Atrato Valley might indicate local hybridization of the two species. After examining the original series of *R. o. mirus* in Philadelphia (Academy of Natural Sciences), I now believe that the Murindó population is hardly distinguishable from *R. o. bardus* of other portions of the lower Atrato Valley by a somewhat more intensive coloration of the back. However, hybridization does not seem to occur. Weimore (1972: 517) gave further details of the parapatric distribution of these closely similar forest flycatchers. He also confirmed my suspicion (Haffer 1967 b: 355) that the old record of *R. "brevirostris"* from the Río Truandó (Cassin 1860) actually refers to *R. olivaceus*.

Rhynchocyclus olivaceus is a widespread Amazonian flycatcher which ranges around the northern tip of the Andes and partly occupied a peculiar gap in the range of its trans-Andean representative *R. brevirostris* (Fig. 44 B).

Todirostrum chrysochrotaphum nigriceps Sclater **Painted Tody-Flycatcher**

Specimens: Sautatá 1 ♂; Quebrada Charrura 1 ♂; Serranía de San Jacinto (Arroyo Camaroncito 1 ♂).

Todirostrum cinereum cinereum (L.)**Common Tody-Flycatcher**

Specimens: Sautatá 1 —; Río Tolo 1 ♂; Mutatá 1 ♂; Tenche 1 ♀; Yati 1 ♂, 1 ♀.

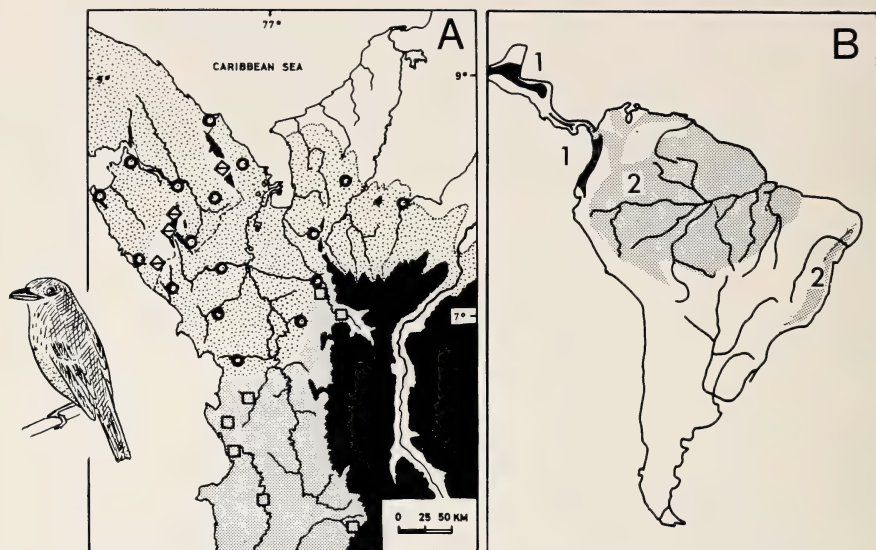


Fig. 44: Distribution of the Flat-billed Flycatchers, *Rhynchocyclus olivaceus* super-species.

Explanation: **A** Distribution of *R. olivaceus* and *R. brevirostris* in northwestern Colombia and easternmost Panamá. Stippled area and open circles — *R. olivaceus bardus*, incl. *R. o. mirus*. Shaded area and open squares — *R. brevirostris pacificus*. Open squares on edge — *R. brevirostris hellmayri*. These olivaceous flycatchers are very similar in coloration, the trans-Andean *R. brevirostris* being darker green above and deeper yellow below than the Amazonian *R. olivaceus*. Note the occurrence of *R. brevirostris* on mountains in eastern Panamá above the lowland forest habitat occupied by *R. olivaceus*. Modified from Haffer (1967 b). **B** Generalized distribution of *R. brevirostris* (1, solid area) and *R. olivaceus* (2, shaded area).

Todirostrum sylvia superciliare Lawrence **Slate-headed Tody-Flycatcher**

Specimens: Serranía de San Jacinto (Arroyo Camaroncito 1 ♀; San Carlos 1 ♂; Arroyo Tigre 1 ♂ Palmira 1 —).

Atalotriccus pilaris pilaris (Cabanis) **Pale-eyed Pygmy-Tyrant**

Specimens: Serranía de San Jacinto (Cansona 1 ♂, 1 ♀; San Isidro 1 ♂).

This characteristic little flycatcher of northern South America occurs in thickets and dry forest near the Caribbean coast of Colombia.

Myiornis ecaudatus atricapillus (Lawrence) **Short-tailed Pygmy-Tyrant**

Specimens: Frasuquillo 1 ♀ imm.

This record extends the known range of this tiny bird from the Pacific coast eastward to the upper Sinú region. The trans-Andean populations of

this species are separated from the Amazonian main range by a wide gap in northeastern Colombia and northwestern Venezuela.

Capsiempis flaveola leucophrys Berlepsch **Yellow Tyrannulet**

Specimens: Serranía de San Jacinto (San Carlos 1 ♂).

A bird of thickets in dry open portions of northern Colombia.

Elaenia flavogaster flavogaster (Thunberg) **Yellow-bellied Elaenia**

Specimens: Frasquillo 1 ♂; Tenche 1 ♀; Yatí 1 ♂.

Camptostoma obsoletum pusillum (Cabanis & Heine) **Southern Beardless Tyrannulet**

Specimens: Yatí 1 —.

Tyranniscus chrysops chrysops (Sclater) **Golden-faced Tyrannulet**

Specimens: Frasquillo 1 ♀.

Collected in the rugged hills east of the Sinú River at an elevation of about 200 meters. De Schauensee (1966, 1970) considers this tyrannulet as conspecific with the Peruvian *T. viridiflavus*.

Tyrannulus elatus panamensis Thayer & Bangs **Yellow-crowned Tyrannulet**

Specimens: Río Cope 1 ♂ (3.5 × 2.5 mm); La Balsa, 30 km southwest of Montería 1 ♂; Serranía de San Jacinto (Cansona 1 ♀; San Isidro 1 ♂; San Carlos 1 ♂).

Leptopogon amaurocephalus diversus Todd **Sepia-capped Flycatcher**

Specimens: Serranía de San Jacinto (Cansona 1 —; Arroyo Camaroncito 1 —; San Carlos 1 ♂, 1 ♀).

De Schauensee (1950 b) reported specimens of this flycatcher from the upper Sinú region, which he referred to the Middle American form *L. a. faustus*.

Mionectes olivaceus hederaceus Bangs **Olive-striped Flycatcher**

Specimens: Mutatá 3 ♂.

Pipromorpha oleaginae parca (Bangs) **Ochre-bellied Flycatcher**

Specimens: Frasquillo 2 ♂ imm.; Chigorodó 1 ♂ imm.; Río Truandó 1 ♀; Río Napipi 1 ♂ (5 × 2 mm); Quebrada Charrura 1 ♂; Serranía de San Jacinto (Arroyo Camaroncito 1 ♂).

A fairly common and widespread species in the forests of northern Colombia.

Hirundinidae

We observed *Tachycineta albiventris* along the upper Río Sinú, near Turbo, and along the lower Atrato River. *Stelgidopteryx ruficollis* is very

common throughout the more humid areas (Río Mulatos 1 ♂, Río Guadualito 1 ♂, 1 ♀, Serranía de San Jacinto 2 ♂, 2 ♀) and flocks of migrating *Hirundo rustica* were seen near Turbo (April) and along the lower Atrato (February). The trans-Andean swallow *Neochelidon tibialis minimus* was collected at Mutatá (1 —, imm.).

Corvidae

Cyanocorax affinis affinis Pelzeln

Black-chested Jay

Specimens: Río Guadualito 1 ♂, 1 ♀; Río Tolo 1 ♀; Serranía de San Jacinto (San Carlos 1 —).

This conspicuous jay is quite common on both sides of the Gulf of Urabá, where I collected specimens with pale yellow underparts, thus phenotypically intermediate between *C. a. affinis* and *zeledoni* of Panamá. I observed this bird also at clearings along the Río Napipí. Its range extends south to the Río San Juan. Birds from northern Colombia, including the Serranía de San Jacinto and the outer Guajira Peninsula (G of Fig. 45), are somewhat smaller and may be separated under the designation *C. a. sclateri* (Borero et al. 1958, Marinkelle 1970).

The Black-chested Jay inhabits seasonal forests of northwestern Venezuela, northern Colombia and Panamá entering wet forests in the northern Chocó region and dry forests and wooded plantations near the Caribbean coast of Colombia. It forms noisy flocks of 5 to 8 birds. A typical loud call in its varied repertoire may be transcribed as "pyou".

Cyanocorax affinis is a member of a group of allied allopatric and parapatric jays occupying a large portion of the South American lowlands (Fig. 45). The localized and widely separated Tufted Jay (*Cyanocorax dickeyi*) inhabits pine and oak forest above 4000 feet elevation in the Sierra Madre Oriental of southwestern Mexico (Blake 1953). A common ancestor of the South American species *C. mystacalis*, *C. affinis* and *C. cayanus* may have reached northern Middle America when, during a somewhat drier Pleistocene climatic phase, vegetational conditions permitted the northward range expansion. It may have largely disappeared in northern Middle America possibly due to competition with newly arriving related jays (Hardy 1969 b: 364, Amadon 1944). A relict population may have been isolated and was differentiated as *C. dickeyi*.

The White-tailed Jay (*C. mystacalis*) of the dry Pacific lowlands of western Ecuador and northwestern Peru inhabits mesquite woodland, cactus steppe, deciduous forest and village gardens (Chapman 1926, Hardy 1969 a). It is isolated from *C. affinis* by the wet Chocó forest to the north and from *C. violaceus* by the Andes Mountains.



Fig. 45: Distribution of some South American jays, *Cyanocorax cyanopus* species group.

Explanation: Restricted range in Mexico — *C. dickeyi*. Hatched vertically — *C. affinis*. Dotted circles — *C. mystacalis*. Area hatched horizontally and open triangles — *C. cyanopus*. Area shaded dark and solid stars — *C. heilprini* (hei.). Stippled area and open squares — *C. violaceus* (vio; 1 *C. v. violaceus*; 2 *C. v. pallidus*). Area dashed vertically and solid circles — *C. cyanopogon*. Area shaded light and semisolid circles — *C. chrysops* (1 *C. c. chrysops*, only selected locality records shown; 2 *C. c. tucumanus*; 3 *C. c. subsp.*; 4 *C. c. insperatus*; 5 *C. c. diesingii*). For further detail and grouping of species into superspecies see text.

Brazilian Plush-crested Jay (*C. chrysops*) and White-naped Jay (*C. cyanopogon*) are similar in plumage color and form a superspecies. They differ mainly in the development of the crest (short and

plush in *chrysops* and flat-elongated in *cyanopogon*) as well as in the color of the hind neck, back, and underparts (light blue, purple-blue and yellowish, respectively, in *chrysops*; white, brown and white, respectively, in *cyanopogon*). Both species travel in bands through woodland and gallery forest along savanna rivers. They inhabit mainly the tropical lowlands south of the Amazonian forest in eastern Bolivia, Paraguay, northern Argentina and Brazil. The *chrysops* population of Tucuman, Argentina, has been described as *C. c. tucumanus*. The birds from eastern Bolivia may also have to be separated subspecifically from the nominate form (material in Carnegie Museum; K. C. Parkes, pers. comm.). *C. chrysops* occurs in the lower Rio Madeira — Tapajóz region of southern Amazonia, where the forest is broken by more or less isolated patches of woodland savanna (cerrado) and has been reported from the following localities: Borba and Rio Arapiuns (*C. c. diesingii*); Serrania de Cachimbo (Pinto et al. 1957); Rio Currurú (specimens in Zool. Mus. Louisiana State Univ., Baton Rouge) and upper Rio Tapajóz (Museu, Rio de Janeiro, Dr. H. Sick, pers. comm.): *C. c. insperatus*.

Cyanocorax chrysops and *C. cyanopogon* probably are in contact and exclude each other in southcentral Brazil¹). However, details of their interactions along the contact zone are unknown. In the collections of the Zoological Museum, Louisiana State University, Baton Rouge, I examined a male of *C. cyanopogon* from Jacaré, upper Rio Xingú, which, in the more humid climate of the Xingú Valley, has a light bluish neck bluish mantle, and very pale yellow underparts thus somewhat resembling *C. chrysops*. Birds collected in Alagoas (I in Fig. 45) are quite variable in coloration and have been described as *C. "chrysops interpositus"* (see discussion by De Schauensee 1966: 400). However, Hardy (1969 b: 365) interpreted these specimens as "molting, worn, subadult examples of *C. cyanopogon*" (which is the species found in other parts of northeastern Brazil).

The Cayenne Jay (*Cyanocorax cayanus*) of the Guianas and north-eastern Amazonia has a purplish brown mantle like *cyanopogon* and a short crest. *C. cayanus* inhabits wooded areas and broken forest reaching the lower Amazon near Manaus. It is also known from the Rio Parú (P of Fig. 45, Dr. H. Sick, pers. comm.) and Oiapoque (O of Fig. 45, Dr. F. Novaes, pers. comm.) but has not been collected around the savannas near the mouth of the Amazon. *C. cayanus* meets the Amazonian Violaceous Jay (*C. violaceus*) in southern Venezuela (lower Rio Caura) and near the Kanuku Mountains of Guyana. In the latter area *C. cayanus* has been collected along the Rio Takutu (spec. AMNH) and Serra Carauma (Pinto 1944). *C. violaceus* is also known from the "Kanuku Mountains" and Nappi Creek (Snyder 1966). These two species are probably still very

¹) De Schauensee (1966: 400) included "western Paraná (rio Paracai; Porto Camargo)" in the range of *C. cyanopogon*. These records actually refer to *C. c. chrysops* (see Pinto & Camargo 1955).

similar ecologically and, despite conspicuous differences in plumage color, exclude each other geographically. *C. violaceus* inhabits large areas of upper Amazonia including the Purús Valley (Hyutanahan, spec. Carnegie Mus.; Redempção, Gyldenstolpe 1951) but has not been recorded in the Solimões or upper Río Madeira region. It may meet *C. chrysops* near the base of the Andes in eastern Bolivia.

Another localized species related to the jays discussed above is the Azure-naped Jay (*C. heilprini*) whose plumage coloration and development of stiff frontal crest is somewhat intermediate between that of largely violet blue *C. violaceus* and white and brown *C. cayanus*. In *C. heilprini* the nape is milky bluish white, the upper and underparts light violet blue shading to white on the abdomen and undertail coverts. This species is known only from southwestern Venezuela and adjacent parts of Colombia and Brazil. Published records and the extensive material in the American Museum of Natural History, New York, which I examined indicate that *C. heilprini* and *C. violaceus* have both been found at a number of localities in the upper Orinoco, Casiquiare and Guainía region, where they are in contact. However, it remains unknown whether they are also sympatric throughout the range of *heilprini* as outlined in Fig. 45. Borrero (1960) mentioned that the vocal repertoire of *C. heilprini* is very similar to that of *C. violaceus* without, however, giving any details. Hardy (1969 b: 366) believed that *C. heilprini* and *C. violaceus* were derived from *C. cayanus*, "*C. violaceus* farthest diverged and last to evolve".

The jays of the *C. cayanus* species group (Fig. 45) are closely related to one another and probably are still incompatible ecologically. For this reason they remain parapatric when in contact. All species might be considered to form only one widespread superspecies, although this broad interpretation would conceal various dissimilarities within this species group. Amadon (1944) grouped *C. violaceus* with *C. caeruleus* and *C. cyanomelas* (his „*Coronideus*" group) and combined the other jays illustrated in Fig. 45 as the „restricted *Cyanocorax* section", *C. heilprini* occupying an intermediate position between these two groups. Hardy (1969 b) combined *C. cayanus*, *heilprini* and *violaceus* in his Species Group II and the remaining species in his Species Group I. Short (1975) combined *C. chrysops* and *C. cyanopogon* in a superspecies but did not consider the more northern species. Pending further field studies, particularly along the various zones of contact, I would consider three superspecies in the *C. cayanus* species group as follow:

1. *Cyanocorax cayanus* superspecies: *C. cayanus*, *C. affinis*, *C. mystacalis*, *C. dickeyi*. Stiff frontal crest moderately to strongly developed; extensive blue to bluish white markings around the eye. Northern South America and Middle America.
2. *Cyanocorax violaceus* superspecies: *C. violaceus* and *C. heilprini*. Plumage extensively violet blue; markings around eye reduced; *C. heil-*

prini is somewhat intermediate between *C. cayanus* and *C. violaceus*. Forests of upper Amazonia.

3. *Cyanocorax chrysops* superspecies: *C. chrysops* and *C. cyanopogon*. Crest plush or elongated. Markings around eye conspicuous. Gallery forest and forest edge in southern and eastern South America.

Troglodytidae

Campylorhynchus griseus albicilius (Bonaparte)

Bicolored Wren

Specimens: Serranía de San Jacinto (Arroyo Tigre 1 ♀); Tenche 1 ♂; La Balsa (30 km southwest of Montería) 1 ♀; Río San Juan, Dep. Antioquia 1 ♀.

A common bird in the open plains of northern Colombia, where it often inhabits bushes and gardens around house sites. The species is missing in most of Middle America but a widely isolated subspecies occurs in the Pacific lowlands of Mexico (*C. g. chiapensis*).

Campylorhynchus albobrunneus harterti Berlepsch

White-headed Wren

Specimens: Río Tanela 1 ♂, 1 ♀; Río Napipí 1 ♀ (1 mm); Mutatá 1 ♀.

I found this forest wren nesting in a low tree next to an Indian hut with a small abandoned clearing around it in the otherwise densely forested upper Napipí Valley. Along the upper Río Tanela, west of the Gulf of Urabá, it was taken in high thickets along this forest river with no clearings or house sites nearby. Griscom's (1935: 278) inclusion of this species in the list of birds characteristic of savanna or scrub forest contradicts my experience in northwestern Colombia. To include this wren in the "Cactus Wrens" seems to be also improper. *C. albobrunneus* inhabits the humid Chocó region north to Mutatá and to the Saisa trail, where Dr. E. O. Willis (pers. comm.) observed it (Fig. 46). It has extended its range into central Panamá. In the Darién region, Dr. Wetmore (pers. comm.) reported *C. a. harterti* from Puerto Obaldía, Comarca de San Blas, and *C. a. albobrunneus* from El Real, Cana, Jaqué, and from the western base of Cerro Tacarcuna.

C. albobrunneus is not known to occur sympatrically with its congener *C. zonatus* which prefers less humid Moist to Dry Tropical Forests in the Caribbean lowlands of northwestern and northern Colombia, in northwestern Ecuador and in Caribbean Middle America (Fig. 46).

Campylorhynchus zonatus imparilis Borrero & Hernandez

Band-backed Wren

Specimens: Río Mulatos 1 ♂; Serranía de San Jacinto (Arroyo Camaroncito 1 ♀; Arroyo Tigre 1 ♀; San Cristóbal 1 ♀).

This subspecies is characterized by pale cinnamon buff lower belly and flanks. The bird is fairly common in moist and dry forests; I collected it along the Río Mulatos and observed it also along the Río San Juan (Dep. Antioquia) and Río Tulapa as well as probably at the Río Zungo (Fig. 46).

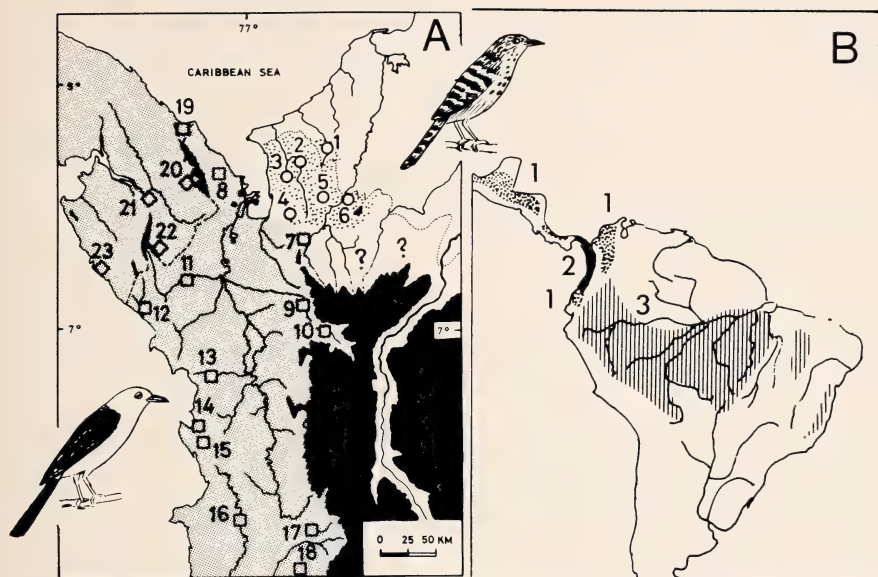


Fig. 46: Distribution of forest wrens, *Campylorhynchus zonatus*, *C. albobrunneus*, and *C. turdinus*.

Explanation: **A** Distribution of *C. zonatus* and *C. albobrunneus* in northwestern Colombia and easternmost Panamá. Stippled area and open circles — *C. zonatus imparilis*. 1 Río San Juan, Dep. Antioquia; 2 Río Mulatos; 3 Río Tulapa; 4 Río Zungo (observ.); 5 Quimarí; 6 Tierra Alta. Shaded area and open squares — *C. albobrunneus harterti*. 7 Saisa trail (E. O. Willis, observ.); 8 Río Tanela; 9 Mutatá; 10 Dabeiba; 11 Río Salagui; 12 Río Jurado; 13 Río Napipi; 14 Bahía Solano; 15 Baudó Mountains; 16 Río Baudó; 17 Bagadó and La Vieja; 18 El Tigre and Río Tamaná; 19 Puerto Obaldía. Open squares on edge — *C. a. albobrunneus*. 20 western base of Cerro Tacarcuna; 21 El Real; 22 Cana; 23 Jaqué. Records in Darién after A. Wetmore (pers. comm.). *C. albobrunneus* is mainly white with dark brown upperparts. *C. zonatus* is barred black and white above and white with blackish spots below. Despite conspicuous color differences these species may hybridize along the contact zone in southwestern Colombia (see text). **B** Generalized distribution of *C. zonatus* (1, stippled areas); *C. albobrunneus* (2, solid area); and *C. turdinus* (3, area hatched vertically).

De Schauensee (1959) reported this form from Tierra Alta and Quimarí in the upper Sinú region. *C. zonatus* is missing in the wet forests of the Pacific lowlands and eastern Panamá (occupied by *C. albobrunneus*) but recurs in the dry forests of Middle America and northwestern Ecuador. *C. albobrunneus* and *C. zonatus* may be in contact in the forests to the southeast of Turbo and in southwestern Colombia near the Ecuadorian border. In this latter area a phenotypically very unstable population exists (*C. albobrunneus aenigmaticus* De Schauensee; 1948, 1966) which might represent a hybrid population between parapatric *C. albobrunneus* and *C. zonatus*. Based on the examination of the type series of *C. a. "aenigmati-*

cus", it seems to me that the strange unstable characters of this "subspecies" might be produced by introgression of *zonatus* genes rather than *turdinus* genes (as suggested by De Schauensee).

Thryothorus fasciatoventris (Lafresnaye)

Black-bellied Wren

Specimens: *T. f. fasciatoventris* (Lafresnaye): Frasquillo 1 ♂ (9 mm long); Serranía de San Jacinto (Cansona 1 ♂; Arroyo Camaroncito 1 ♀). *T. f. albigularis* (Sclater): Acandí 1 ♀; Sautatá 1 ♀, 1 —.

Thryothorus nigricapillus schottii (Baird)

Bay Wren

Specimens: Acandí 1 ♂; Río Chigorodó 1 ♂ (6×3 mm); Mutatá 1 ♂; Río Salauquí 1 ♂ (4×2.5 mm); Río Truandó 2 ♂ (4×2, 5×3 mm), 1 ♀ (1 mm); Río Uva (5×3 mm).

The Chocó form *schottii* extended its range eastward into the lower Cauca region and barely reached the forests of the humid middle Magdalena Valley (Wetmore 1959). The Panamanian forms *castaneus* and *renditus* represent two stages in the broad hybrid zone between *T. n. schottii* and *T. n. costaricensis*.

Thryothorus thoracicus Salvin

Stripe-throated Wren

Specimens: *T. t. leucopogon* (Salvin & Festa): Río Chigorodó 1 ♂ (4.5×2.5 mm); Mutatá 3 ♂, 1 ♀; Río Murri 1 ♂ (1.5×1 mm). *T. t. grisescens* Griscom: Río Tanela 1 ♂.

The specimens from the eastern side of the lower Atrato River (*leucopogon*) are darker and more brownish above than the bird from the Río Tanela. See Skutch (1972) for an account of the biology of this species.

Thryothorus leucotis Lafresnaye

Buff-breasted Wren

Specimens: *T. l. galbraithii* Lawrence: Río Tanela 1 ♀; Unguía 1 —; Sautatá 1 ♀, 1 —; Río Guadualito 1 ♂. *T. l. leucotis* Lafresnaye: Serranía de San Jacinto (Arroyo Camaroncito 1 ♂, 1 ♀; Arroyo Tigre 1 ♂, 1 ♀).

Skutch (1968) published notes on the biology of this wren which inhabits thickets in fairly humid areas.

Troglodytes aedon Vieillot

House Wren

Specimens: *T. a. striaticollis*: Mutatá 1 ♀. *T. a. striatulus* (Lafresnaye): Frasquillo 1 ♀. *T. a. inquietus* Baird: Sautatá 1 —, Turbo 1 ♂.

Henicorhina leucosticta darienensis Hellmayr **White-breasted Wood-Wren**

Specimens: Mutatá 3 ♂, 1 ♀, 2 — (imm.).

This wren was common in the forest near Mutatá but I never found it around the Gulf of Urabá. The cap is pure black in this series of dark-backed and rather small birds.

Henicorhina leucophrys subsp.**Gray-breasted Wood-Wren**

Specimens: Río Uva 1 ♀ (imm.).

This immature female cannot be determined subspecifically. It probably represents an undescribed form inhabiting the Baudó Mountains of western Colombia (De Schauensee 1946 a, 1948—1952).

Microcerculus marginatus taeniatus Salvin**Nightingale Wren**

Specimens: Río Uva 1 ♂ (3×2 mm), 1 —.

Cyphorhinus phaeocephalus Sclater**Song Wren**

Specimens: *C. p. lawrencii* (Lawrence): Río Tanela 1 —. *C. p. chocoanus* De Schauensee: Río Chigorodó 1 ♀ imm.; Río Napipí 1 ♂ (5×3 mm); Río Murri 1 — imm.

The specimens from the northern Chocó region are not as dark as typical *chocoanus* from the central Chocó, particularly the bird from the Río Chigorodó. However, there is no trace of a grayish color indicated on the belly as is found in *lawrencii* inhabiting the area west of the Gulf of Urabá (Sautatá, Río Tanela).

M i m i d a e

Donacobius atricapillus brachypterus Madarasz**Black-capped Mockingthrush**

Specimens: Sautatá 2 —; Riosucio 1 ♂; Turbo 1 ♀.

Quite common in the marshes and nearby thickets around the Gulf of Urabá (Turbo, Sautatá) and in the lower Atrato Valley (Murindó, Riosucio).

S y l v i i d a e

Microbates cinereiventris cinereiventris (Sclater)**Half-collared Gnatwren**

Specimens: Río Napipí 1 ♀ (1.5 mm); Mutatá 2 ♂, 1 ♀.

I c t e r i d a e

Molothrus bonariensis cabanisii Cassin**Shiny Cowbird**

Specimens: Sautatá 1 ♂.

A widespread and rather common bird in northwestern Colombia.

Scaphidura oryzivora oryzivora (Gmelin)**Giant Cowbird**

Specimens: Río Mulatos 1 ♂; Turbo 1 ♂.

Zarhynchus wagleri ridgwayi Van Rossem **Chestnut-headed Oropendola**

Specimens: Unguía 1 ♂; Turbo 1 ♂; Río Guadualito 1 ♂.

A common species around the Gulf of Urabá.

Psarocolius decumanus Pallas**Crested Oropendola**

Specimens: *P. d. melanterus* (Todd): Sautatá 1 ♀; Turbo 1 ♀; Río Guadualito 1 ♀; Río Mulatos 1 ♂. *P. d. decumanus* Pallas: Serranía de San Jacinto (San Cristóbal 1 ♂).

This oropendola is fairly common in northwestern Colombia.

Psarocolius guatimozinus (Bonaparte)**Black Oropendola**

Specimens: None.

I observed single individuals of this rare species east of the Gulf of Urabá (Río Nain, upper Río Apartadó, Río Currulao). In the Darién region this species has been reported from a few scattered localities (Fig. 47). Wetmore (pers. comm.) encountered it only at Pucro during his extended fieldwork in eastern Panamá.

I never met the Chestnut-mantled Oropendola (*Psarocolius cassini*) the type of which came from the Río Truandó. It is possible that the two species hybridize in the lower Atrato Valley, as De Schauensee (1966) reported an intermediate specimen from the Río Salaquí. The trans-Andean species *P. montezuma*, *cassini*, and *guatimozinus* represent the Amazonian *P. bifasciatus*, as discussed in more detail by Haffer (1974b). See Skutch (1954) for an account of the biology of the Middle American *P. montezuma*.

Cacicus cela vitellinus (Lawrence)**Yellow-rumped Cacique**

Specimens: None.

This cacique was common along the western side of the Gulf of Urabá (Sautatá, Ríos Cutí, Arquía, and Tigre). It ranges in the Atrato Valley south to the Ríos Salaquí, Truandó, and Napipí where I have seen nest trees. A few birds were observed flying along the Río Bojayá. The species is missing in the central Chocó region but recurs in western Ecuador (*C. c. flavocrissus*). The affinities of this Ecuadorian population — whether with *vitellinus* of the Urabá region or with the nominate subspecies of the Amazonian lowlands — are uncertain (Chapman 1926).

Cacicus uropygialis pacificus Chapman**Scarlet-rumped Cacique**

Specimens: Río Imamadó 1 ♂ (12×7 mm).

Cacicus holosericeus holosericeus (Lichtenstein)**Yellow-billed Cacique**

Specimens: Upper Río Sinú, mouth of Río Nain 1 ♀ (2 mm); Serranía de San Jacinto (San Cristóbal 1 ♀; west of San Jacinto 1 ♀).

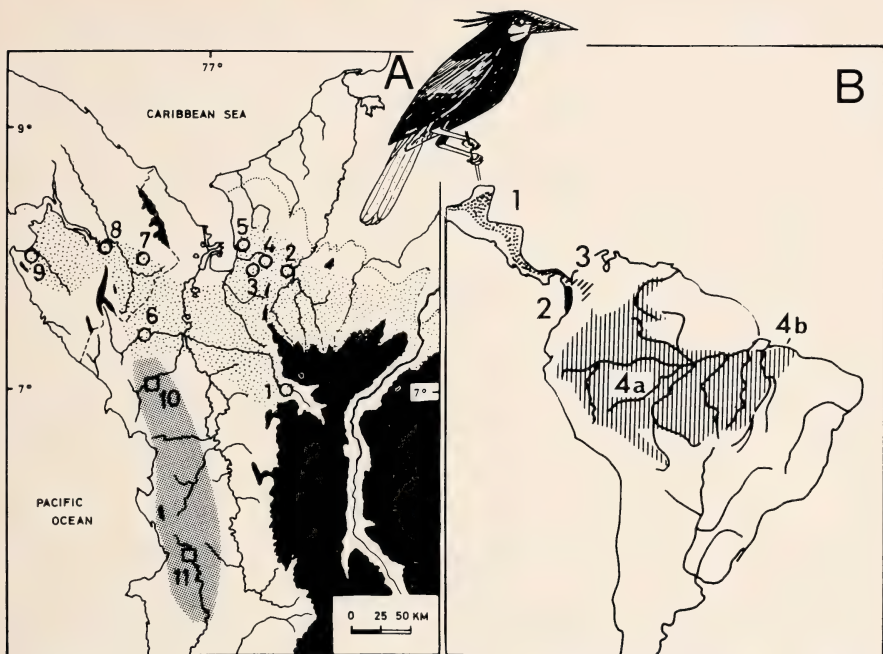


Fig. 47: Distribution of the large oropendolas, *Psarocolius bifasciatus* superspecies.

Explanation: **A** Distribution of *P. guatimozinus* and *P. cassini* in northwestern Colombia and easternmost Panamá. Stippled area and open circles — *P. guatimozinus*. 1 Alto Bonito; 2 Río Naín; 3 Vijagual; 4 upper Río Currulao; 5 Turbo; 6 Río Salaquí (hybrid specimen); 7 Tapalisa and Pucro; 8 El Real; 9 Río Sambú. Shaded area and open squares — *P. cassini*. 10 Río Truandó. 11 Río Baudó. The two species are similar in coloration, *P. cassini* having chestnut flanks and *P. guatimozinus* being more extensively black. **B** Generalized distribution of *P. montezuma* (1, stippled area); *P. cassini* (2, solid area); *P. guatimozinus* (3, dashed area); *P. bifasciatus* (4, area hatched vertically; 4 a *P. b. yuracares*; 4 b *P. b. bifasciatus*).

Cassidix mexicanus peruvianus Swainson

Great-tailed Grackle

Specimens: None.

Observed along the coast near Turbo and Cartagena.

Agelaius icterocephalus icterocephalus (L.)

Yellow-hooded Blackbird

Specimens: Sautatá 2 ♂, 1 ♀; Yatí 1 ♂; also observed near Turbo.

The Yellow-hooded Blackbird was known west only to the Sinú Valley but it also inhabits the marshes of the lower Atrato Valley, where it is not very common (Plate 6, Fig. 2).

Icterus mesomelas carrikeri Todd

Yellow-tailed Oriole

Specimens: Acandí 1 ♀; Sautatá 2 ♂; Serranía de San Jacinto (Arroyo Tigre 1 ♀; Arroyo Playón 1 ♂).

Icterus auricapillus Cassin**Orange-crowned Oriole**

Specimens: Turbo 1 ♀; Serranía de San Jacinto (Cansona 1 ♀).

Icterus nigrogularis nigrogularis (Hahn)**Yellow Oriole**

Specimens: Tenche 1 —; Yatí 1 ♀.

Icterus chrysater hondae Chapman**Yellow-backed Oriole**

Specimens: Río Tanela 1 ♀, 1 —; Titumate 1 —.

Leistes militaris (L.)**Red-breasted Blackbird**

Specimens: Frasuillo 1 — imm.; Turbo 2 ♂; Mutatá 2 ♂ imm.

This open-country species entered the large clearings of the upper Sinú region from the north. It has also advanced into the Turbo area and south to Mutatá, probably following the deforested terrain along the Caribbean coast. However, it has not yet reached the western shore of the Gulf of Urabá.

Parulidae

Basileuterus fulvicauda semicervinus Sclater**Buff-rumped Warbler**

Specimens: None.

This warbler is common along forest rivers, where it flits through drift wood and on the open sandy beaches under shady vegetation. Its buff colored uppertail coverts form a conspicuous mark.

Basileuterus delatirii mesochrysus Sclater**Chestnut-capped Warbler**

Specimens: Serranía de San Jacinto (Cansona 1 ♂, 1 —).

I found this warbler to be rather common in the coffee forest of the Serranía de San Jacinto at about 600 m elevation during the month of September 1960. The bird flits actively through the low coffee bushes near the ground. It avoids the humid Urabá forests, where I have never encountered it, and recurs on the dry Pacific slope of Middle America.

Monroe (1968) treated *B. delatirii* as conspecific with *B. rufifrons* of northern Middle America. However, a zone of intergradation of these forms has not been proven to exist (Eisenmann 1970).

I collected the following species of migratory warblers in northwestern Colombia: *Protonotaria citrea*, *Dendroica castanea*, *Seiurus noveboracensis*, *Oporornis philadelphia*, *Setophaga ruticilla* (for dates of collection see Haffer 1959, Haffer et al. 1965).

"Coerebidae" ¹⁾*Coereba flaveola caucae* Chapman**Bananaquit**

Specimens: Acandí 1 ♂, Río Uva 1 ♂ (4×2 mm), Serranía de San Jacinto (Arroyo Camaroncito 1 ♀).

¹⁾ Regarding the composite nature of this family see De Schauensee (1966: 454).

Cyanerpes caeruleus chocoanus Hellmayr**Purple Honeycreeper**

Specimens: Río Uva 1 ♂ (6×4 mm); Mutatá 5 ♂, 3 ♀.

This widespread Amazonian species inhabits northern and western Colombia and meets its Middle American representative *C. lucidus* near the Panamanian border (Fig. 48). The fact that both species have been taken along the Río Juradó (De Schauensee 1946 b, 1948—1952) does not prove sympatric breeding. Wetmore et al. (1972) reported *C. caeruleus chocoanus* from the upper Río Jaqué, near the Pacific coast of Darién, and also from Cerro Quía, on the Colombian border southeast of Cana. The interrelationship of these closely related honeycreepers needs to be studied in detail in the field.

Chlorophanes spiza arguta Bangs & Barbour**Green Honeycreeper**

Specimens: Mutatá 2 ♂, 1 ♀.

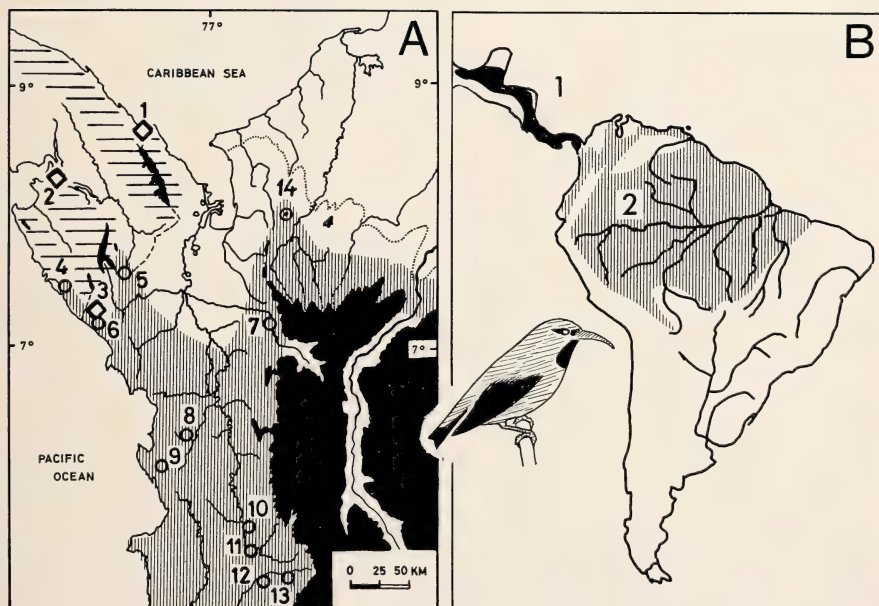


Fig. 48: Distribution of the *Cyanerpes caeruleus* superspecies.

Explanation: A Distribution of *C. caeruleus* and *C. lucidus* in northwestern Colombia and easternmost Panamá. Hatched area and open squares — *C. lucidus* *isthmicus*: 1 Armila; 2 Chepigana; 3 Río Juradó. Dark shading — *C. caeruleus*. Open circles — *C. c. chocoanus*: 4 upper Río Jaqué; 5 Cerro Quía; 6 Río Juradó; 7 Mutatá; 8 Río Uva; 9 Baudó Mountains; 10 Quibdó; 11 Tambo; 12 Tadó; 13 Santa Cecilia. Dotted circle — *C. c. microrhynchus*: 14 Quimari. B Generalized distribution of *C. lucidus* (1, solid area) and *C. caeruleus* (2, area hatched vertically). Both species are very similar and distinguished in the field only with difficulty.

Dacnis cayana (L.)**Blue Dacnis**

Specimens: *D. c. napeae* Bangs: Río Cope 1 ♂ (6×5 mm), 1 ♂ imm., 1 ♀ (1 mm); Río Guadualito 1 ♂, 1 ♀. *D. c. ultramarina* Lawrence: Titumate 1 ♂. *D. c. baudoana* De Schauensee: Mutatá 1 ♂, 1 ♂ imm., 1 ♀.

The characters of these subspecies are quite conspicuous in these specimens from different portions of the northwestern Colombian lowlands around the Gulf of Urabá.

Dacnis viguieri Salvin & Godman**Viridian Dacnis**

Specimens: Río Tulapa 1 ♂.

The Viridian Dacnis is very restricted in distribution and known only from the upper Sinú region (Quimarí, Río Tulapa) to eastern Panamá (Darién) occurring on both sides of the Gulf of Urabá. Its distribution is similar to that of *Brachygalba salmoni* and *Aphanotriccus audax*; these species may have originated in the Nechí refuge.

Dacnis venusta fuliginosa Bangs**Scarlet-thighed Dacnis**

Specimens: Mutatá 4 ♂.

I found this dacnis only near Mutatá in wandering mixed bird parties during August 1966 after the breeding season. It appears to avoid the less humid forests of the Urabá region.

Euphonia xanthogaster chocoensis Hellmayr**Orange-bellied Euphonia**

Specimens: Río Uva 1 ♂ (8×5 mm), 1 ♀ (1 mm); Mutatá 3 ♂, 1 ♀.

This euphonia ranges in lower montane levels (500 to 1 700 m) along the mountains of central Colombia and southern Venezuela but is also found in portions of the Amazonian and southwestern Brazilian lowland forests (Fig. 49). It is widely distributed in the Pacific lowlands of Colombia north to the Mutatá region and, west of the Atrato River, to Cerro Pirre and El Real in easternmost Panamá (Wetmore, pers. comm.).

Euphonia xanthogaster is replaced along the Serranía del Darién and in western Panamá — Caribbean Costa Rica by the Tawny-capped Euphonia (*E. anneae*); males differ by a more extensive tawny-rufous (instead of yellow) crown patch and by white undertail coverts. Females of *anneae* have more tawny on the forecrown and less buffy in the abdominal region but generally are very similar to female *E. xanthogaster*. Both differ from other female euphonias by their gray nuchal collar.

Euphonia anneae inhabits humid forests in lower montane levels of Costa Rica and Panamá, where it clearly represents *E. xanthogaster*. This suggestion is further substantiated by the occurrence of peripheral subspecies of *E. xanthogaster* which also show a rufous crown patch. Populations inhabiting the coastal mountains of northern Venezuela as well as around Lake Maracaibo have a rufous crown patch (*E. x. exsul*). The ochraceous or orange-yellow crown patch of *E. x. brevirostris*

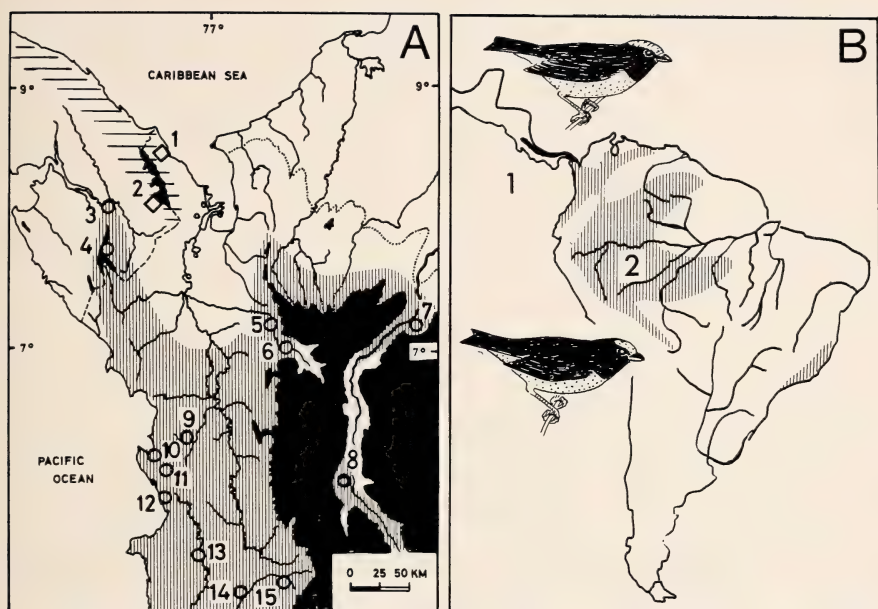


Fig. 49: Distribution of the *Euphonia xanthogaster* superspecies.

Explanation: **A** Distribution of *Euphonia xanthogaster* and *E. anneae* in north-western Colombia and easternmost Panamá. Hatched area and open squares — *E. anneae rufivertex*: 1 Acandí; 2 base of Cerro Tacarcuna. Shaded area and open circles — *E. xanthogaster chochoensis*: 3 El Real; 4 Cerro Pirre; 5 Mutatá; 6 Alto Bonito; 7 La Frijolera; 8 Concordia; 9 Río Uva; 10 Bahía Solano; 11 Alto del Buey; 12 Jurubidá; 13 Río Baudó; 14 Istmina; 15 Santa Cecilia. **B** Generalized distribution of *E. anneae* (1, solid area) and *E. xanthogaster* (2, area hatched vertically).

of the eastern Andean slope of Colombia, Ecuador and Peru becomes deep ochraceous-orange in *E. x. brunneifrons* of southeastern Peru and changes clinally to rufous in *E. x. ruficeps* of eastern Bolivia.

Euphonia fulvicrissa omissa Hartert

Fulvous-vented Euphonia

Specimens: Río Guadualito 1 ♀; Río Cope 1 ♂ (5×3.5 mm); Río Chigorodó 1 ♀ (1 mm); Río Imamadó 1 ♂ (7.5×5.5 mm); Bellavista, Río Atrato at mouth of Río Bojayá 1 ♂; Mutatá 2 ♂.

Euphonia minuta humilis (Cabanis)

White-vented Euphonia

Specimens: Río Guadualito 1 ♂; Mutatá 1 ♂.

Euphonia laniirostris crassirostris Sclater

Thick-billed Euphonia

Specimens: Río Mulatos 1 ♂; Frassquillo 1 ♂ (5.5×4 mm); Río Cope 2 ♀ (1 and 1.5 mm), 1 ♂ imm. (2×1 mm); Mutatá 1 ♂; Serranía de San Jacinto (Arroyo Playón 1 ♀; San Juan Nepomuceno 1 ♂).

The Thick-billed Euphonia inhabits borders of seasonal forests, second growth and gardens in fairly humid areas of northern Colombia and Panamá to Pacific Costa Rica. It avoids the wet lowlands of the Chocó region but recurs in western Ecuador (*E. l. hypoxantha*). The upper Amazonian population (*E. l. melanura*) has a black tail; in the nominate form of eastern Bolivia and the upper Madeira Valley the inner web of the outer rectrix has a large white spot.

Euphonia laniirostris is replaced in eastern South America by the Violaceous Euphonia (*E. violacea*), both allospecies forming a super-species (Fig. 50). *E. violacea* differs from *E. laniirostris* by more extensive



Fig. 50: Distribution of the *Euphonia violacea* superspecies.

Explanation: Area hatched horizontally and crosses — *E. violacea*; no individual records are shown for the Guianas and for southeastern Brazil where this bird is widespread. Stippled area — *E. laniirostris*; open circles — *E. l. melanura*; half-filled circles — *E. l. laniirostris* and *E. l. zopholega*. No individual records are shown for the trans-Andean forms *E. l. crassirostris* of northern Venezuela to Costa Rica and *E. l. hypoxantha* of western Ecuador and northwestern Peru. Andes Mountains above 2000 m elevation are in black.

white marks on the two outer pairs of rectrices, by a deeper yellow fore-crown reaching only the eye instead of covering the whole crown, and a shorter tail. The nest of both species is a round (domed) structure with a side entrance (Todd & Carriker 1922: 497; French 1973: 405). Vocal mimicry is known among euphonias only in *E. violacea* (French 1973, Snow 1974) and *E. lanirostris* (Dr. E. Eisenmann, pers. comm.).

Euphonia violacea is a common bird in the Guianas, in southern and eastern Venezuela and on Trinidad and meets *E. lanirostris* in Dep. Sucre, Venezuela and in the upper Orinoco Valley (see records in Phelps & Phelps, Jr. 1963). Both species occur along the lower Amazon between the mouths of the Madeira and Tapajóz Rivers, where published records indicate an overlap of their ranges. Upper Amazonian *E. lanirostris melanura* has been collected on the north bank of the Amazon at Manaus, Itacoatiara, Óbidos and Ilha Jamundá (Faro), Borba on the lower Rio Madeira, and several places along the lower Rio Tapajóz (Griscom et al. 1941, Zimmer 1943, Pinto 1944, Gyldenstolpe 1945, 1951). Detailed field studies and collecting in the area of presumed overlap of the ranges of these euphonias are needed to clarify their interrelationship. A male from Faro in the collection of the Amer. Mus. Nat. Hist., New York, has the reduced yellow forehead of *violacea* and a nearly uniform black tail like *l. melanura*, possibly indicating occasional hybridization between these species. The variable size of the white marks of the rectrices of a series of *E. lanirostris* from Borba and Auará Igarapé on the right bank of the lower Rio Madeira may indicate intermediacy between *T. l. melanura* and *T. l. lanirostris* (Zimmer 1943) rather than hybridization between *E. lanirostris* and *E. violacea*. The latter species is also known from Borba.

Very few records of these euphonias are known from central Brazil, where Dr. H. Sick (pers. comm.) collected *E. violacea* along the upper Rio Xingú and *E. lanirostris* at the Rio das Mortes.

Tangara florida auriceps Chapman

Emerald Tanager

Specimens: None.

A bright emerald green bird with a golden yellow crown and conspicuous black lores and ear coverts. This attractive tanager is restricted to the wet forests covering the Pacific foothills of the Colombian Andes, where it has been reported from only a few scattered localities (Barbacoas, Río Anchicayá, and Nóvita). Although it may range along the Western Andes north to the Mutatá region approaching the Gulf of Urabá, it is so far unknown beyond the headwaters of the Río San Juan. Dr. E. Eisenmann (pers. comm.) informed me that a population intermediate between *T. f. florida* and *T. f. auriceps*, but nearer to the latter, occurs on the Serranía del Darién in eastern Panamá, west to Cerro Azul, not far east of the Canal Zone. The nominate subspecies inhabits the foothills and wet mountain slopes on the Caribbean side of Costa Rica and western Panamá (Slud 1964).

Tangara florida represents the Amazonian *T. schrankii* in the trans-Andean region. Hellmayr (1936: 95) suggested that both may even be conspecific. Another close relative in this group is *Tangara johannae* which Haffer (1967 a: 45) interpreted as an earlier invasion of proto-*schrankii* stock that today is sympatric with the later arrival *T. florida* in part of its range.

F. C. Lehmann (1957) collected two specimens of *T. florida auriceps* along the Río Anchicayá (Pacific slope of Western Andes), near the road from Cali to Buenaventura. He compared these birds with *Tangara arthus* and *T. schrankii* (but not with *T. florida*) and described his specimens from the Río Anchicayá under the proposed new name *Tangara "schrankii anchicayae"* subsp. nova (Lehmann 1957; see also De Schauensee 1964: 358, 1966: 469). I suspected that this name might be a synonym of *T. florida auriceps* after comparing, in 1964, the immature male of *T. "schrankii anchicayae"* in the Cali museum with specimens of *T. f. auriceps*. The holotype of *T. "schrankii anchicayae"*, an adult female, had been deposited by F. C. Lehmann with the Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley, California several years earlier. Upon my request, Dr. Alden H. Miller (Berkeley; deceased) kindly compared the type of *T. "schrankii anchicayae"* with specimens of *T. florida auriceps* and stated (in litt., 1965): "Frankly, I can see no difference". Dr. Miller also wrote to F. C. Lehmann in August 1965 stating that "*schrankii anchicayae*" is identical with *florida auriceps*. Lehmann (pers. comm.) had intended to publish a note synonymizing these two forms (see also Haffer 1967 a, p. 46, footnote). This, however, has not yet been done; Dr. Lehmann died in 1974. I would like to thank Dr. E. O. Willis and Mr. C. O'Brien (Amer. Mus. Nat. Hist., New York) who corresponded with Dr. Miller in this matter and forwarded comparative material to Berkeley.

Tangara johannae (Dalmás)

Blue-whiskered Tanager

Specimens: Mutatá 2 ♂, 1 ♀.

This is a typical Chocó element occupying the forests of western Ecuador and Pacific Colombia (Fig. 22 F). It had been known north only to the Baudó Mountains. Like other species it has advanced along the humid base of the Western Andes north to the Mutatá area but is not found in the Río Napipi and Río Uva regions on the opposite side of the Atrato Valley. I have never encountered this species in the Urabá region. It was seen at Mutatá along forest borders and on fruiting trees on small clearings in the forest.

Tangara nigrocincta fanny (Lafresnaye)

Masked Tanager

Specimens: Frasuquillo 1 ♂ (4×2 mm); Río Chigorodó 1 ♂ (7×5 mm); Bellavista, Río Atrato at mouth of Río Bojayá 1 ♂; Río Uva 1 ♂ (7×5 mm).

The trans-Andean forms of this common and wide ranging species are separated from the Amazonian populations by a large gap in northeastern

Colombia and Venezuela. They have been treated as separate species, *T. nigrocincta* and *T. larvata*, by several authors.

Tangara inornata inornata Gould

Plain-colored Tanager

Specimens: Río Cope 1 ♂ (8×5 mm); Bellavista, Río Atrato at mouth of Río Bojayá 1 ♀.

These specimens were compared with *inornata* from the Magdalena Valley and *languens* from Juradó in extreme northwestern Colombia. The dark gray color of the plumage and the strongly blue forehead place my specimens closer in coloration to *inornata* than to the pale Panamanian form. This is particularly true for the male from the Cope River close to Turbo, although Hellmayr (1936: 141) reported *languens* from Turbo.

Tangara inornata ranges from northern Colombia with rapidly decreasing abundance through Panamá into Costa Rica (Wetmore 1963, Slud 1964). The species may have originated in the Nechí refuge.

Tangara lavinia lavinia (Cassin)

Rufous-winged Tanager

Specimens: Río Truandó 1 ♂ (7×5.5 mm), 1 ♀ (3 mm); Mutatá 3 ♂, 2 ♀.

A characteristic trans-Andean species which ranges throughout the Pacific lowlands of western Colombia into eastern Panamá. It has rarely been recorded in central Panamá (Eisenmann 1952). On the Caribbean slope of western Panamá and Costa Rica it is restricted to "a very narrow zone following the upper tropical and lower subtropical belts" (Slud 1964). This distribution pattern is similar to that of *Formicarius nigricapillus*.

The similarly colored *Tangara gyrola* occupies a range complementary to that of *T. lavinia*. It mainly inhabits the subtropical zone of Central and South American mountains, although it is found occasionally in the lowlands of central Panamá (Eisenmann 1952). In sufficiently humid areas, *T. gyrola* ranges downward into the coastal lowlands if its presumed competitor, *T. lavinia*, is not present. This is the case in southwestern Costa Rica (Slud 1964) and in northwestern Ecuador (Chapman 1926, de Schauensee 1948—1952). *T. gyrola* occupies the lowland forests of northwestern Ecuador and extreme southwestern Colombia but ranges up into the foothills of the Western Andes, where the range of *T. lavinia* begins. Along the northwestern mountain range of Costa Rica, "*gyrola* is lacking and *lavinia* is at its greatest abundance" (Slud 1964).

Thraupis episcopus cana (Swainson)

Blue-gray Tanager

Specimens: Río Tanela 1 ♀; Río Mulatos 1 —; Yatí 1 ♂.

Thraupis palmarum atripennis Todd

Palm Tanager

Specimens: Juradó 1 ♂ (9×7 mm); Río Tanela 1 ♂; Río Guadualito 1 ♀; Serranía de San Jacinto (Arroyo Camaroncito 1 ♀).

Rhamphocelus dimidiatus dimidiatus Lafresnaye **Crimson-backed Tanager**

Specimens: Sautatá, Tilupo 2 ♂; Frasquillo 1 ♀ (1.5 mm); Río Cope 1 ♂ (9×7 mm); Quebrada Charrura 1 ♂ imm.

The common trans-Andean species *R. dimidiatus* as well as *R. bresilius* of eastern Brazil and *R. melanogaster* of eastern Peru represent peripheral isolates of the wide ranging Amazonian *Ramphocelus carbo*. Possibly they have not reached full species status. Both *bresilius* and *melanogaster* hybridize freely with *R. carbo*, where they meet along narrow zones of secondary contact (Novaes 1959). *R. dimidiatus* and *R. carbo* are separated by the Eastern Cordillera of Colombia and the Mérida Andes of northwestern Venezuela (they are not in contact as shown on Novaes' map, fig. 1; 1959) and might hybridize if they were in contact.

Ramphocelus icteronotus Bonaparte **Yellow-rumped Tanager**

Specimens: Río Guadualito 1 ♂; Frasquillo 1 ♂ (9×7 mm); Río Imamadó 1 ♂ (12×10 mm); Río Truandó 1 — imm.; Sautatá 1 ♂; Unguía 1 ♂; Titumate 1 ♂; Río Tolo 1 ♀; Mutatá 1 ♂.

The common trans-Andean form *icteronotus*, with a large yellow rump patch, hybridizes freely with *flammigerus* of the Cauca Valley (Sibley 1958). *Icteronotus* ranges along the Pacific lowlands into western Panamá and has been recorded west to Cricamola at the Chiriquí Lagoon. The exceedingly similar red-rumped species *R. passerinii* inhabits all of Middle America east to the same village of Cricamola (Peters 1931). Both species probably exclude each other geographically as a result of ecologic competition. Hybrids are not known to occur. A detailed study of these forms at the zone of contact is needed.

Piranga rubra rubra (L.) **Summer Tanager**

Specimens: Turbo 1 ♀ (February 4); Sautatá 1 ♀ (March 19); Unguía 1 ♀ (March 18); Río Tanela 2 ♂ (March 3 and 7); Río Imamadó 1 ♂ (April 11); Río Napipi 1 ♂ (March 2); Serranía de San Jacinto (Arroyo Playón 1 ♂, March 31; Lázaro 1 ♂, 1 ♀, February 12 and 14; Arroyo Tigre 2 ♀, February 17 and 22).

Piranga olivacea olivacea (Gmelin) **Scarlet Tanager**

Specimens: Río Juradó 1 ♂ (March 26).

Chlorothraupis olivacea (Cassin) **Lemon-browed Tanager**

Specimens: Frasquillo 1 ♂ (10×8 mm); Mutatá 1 ♂, 2 ♀; Río Murri 1 ♂ (12×6 mm); Río Uva 1 ♂ (10×5 mm).

The bird from Frasquillo on the upper Sinú River is decidedly paler throughout than the more intensively colored specimens from the northern Chocó region. The olive green of the back is lighter and is washed much more with yellow on the underside. The yellow of the throat is also paler. Therefore, the population of the upper Sinú and lower Cauca regions may deserve formal taxonomic designation as a clinal subspecies.

This is a fairly common bird in the underbrush of the forests and along forest streams (Plate 5, Fig. 2).

Habia fuscicauda erythrolaema (Sclater)

Red-throated Ant-Tanager

Specimens: Serranía de San Jacinto (Cansona 1 ♂ imm.; San Carlos 2 ♂; Arroyo Playón 1 ♂; San Cristóbal 2 ♀).

This ant-tanager is not rare in forested or densely overgrown parts of the Serranía de Jacinto. Carriker (1955) collected a single male at Colosó in the southern portion of the same range and reported a series from Turbaco in the hills to the north near the Caribbean coast (collected in 1916), suggesting this village as the type locality. Parkes (1969) compared the type specimen with Carriker's series. Rejecting Carriker's designation of Turbaco as the type locality, Parkes (l. c.) proposed Puerto Zapote (Cispatá) near the mouth of the Río Sinú as type locality, since a bird from this locality "is an almost perfect match" for the type. The series from the Serranía de San Jacinto is also very similar. Prior to the extensive deforestation in northern Colombia, *H. fuscicauda* may well have occurred in the dry forests along the Caribbean coast from the Serranía de San Jacinto to the mouth of the Río Sinú. I would assume that the forests around the Gulf of Urabá in an area of higher rainfall are too humid and dense for this species and that the distributional gap between the Colombian population (*H. f. erythrolaema*) and the Panamanian population (*H. f. willisi* Parkes 1969) is real rather than apparent. I have never encountered this species in the Urabá region. Willis (1972) published a field study of this bird.

I did not find *Habia rubica* in northwestern Colombia.

Habia gutturalis (Sclater)

Sooty Ant-Tanager

Specimens: None

This species inhabits the forests at the northern base of the Western and Central Andes (where it possibly originated in the Nechí Refuge) and advanced southward into the humid middle Magdalena Valley (Fig. 20 F). In the upper Sinú region it has been observed near the mouth of the Río Verde (Willis 1972) and at the Río Naín (Haffer 1959). It does not reach the Gulf of Urabá. Willis (1972) has given a detailed biological account of this ant-tanager.

Tachyphonus luctuosus panamensis Todd

White-shouldered Tanager

Specimens: Río Tanela 1 ♂; Río Imamadó (7.5×6 mm).

Tachyphonus delattirii delattirii Lafresnaye

Tawny-crested Tanager

Specimens: Río Uva 1 ♂ (7×4 mm); Mutatá 6 ♂, 3 ♀.

This species is fairly common in the understory of the humid Chocó forests but is missing from the Urabá region.

Heterospingus xanthopygius berliozi Wetmore**Scarlet-browed Tanager***Specimens:* Mutatá 1 ♂, 1 ♂ imm.

These specimens confirm the color differences of the Chocó population compared to material from the upper Sinú region (Wetmore 1965, Haffer 1967 c). Birds from the Pacific lowlands are more intensively colored than the population along the northern base of the Western Andes (Quimari) and in the humid middle Magdalena Valley. Specimens from the Río Juradó (Wetmore 1965) and presumably also those from the Río Truandó (Cassin 1860) are intermediate. The Scarlet-browed Tanager ranges north into eastern Panamá (Río Jaqué; El Real, 1 ♀ no. 135231 in Amer. Mus. Nat. Hist., New York), where the comparatively pale population has been referred to the nominate form by Wetmore (1965). The bird is not known from the somewhat less humid forests around the Gulf of Urabá (Fig. 51).

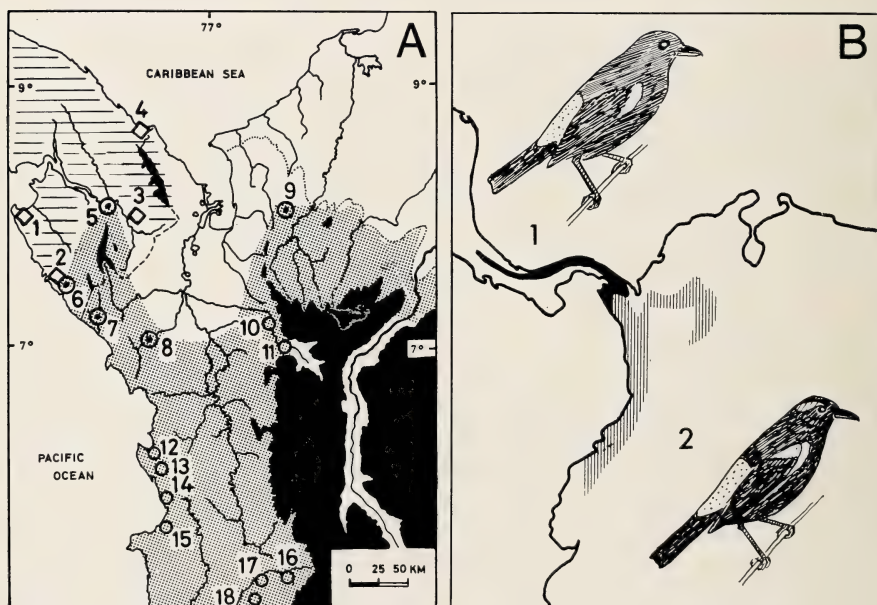


Fig. 51: Distribution of the *Heterospingus xanthopygius* superspecies.

Explanation: A Distribution *H. xanthopygius* and *H. rubrifrons* in northwestern Colombia and easternmost Panamá. Area hatched horizontally and open squares — *H. rubrifrons*: 1 Cerro Sapo; 2 Río Jaqué; 3 Pucro; 4 Obaldía. Shaded area — *H. xanthopygius*: dotted circles — *H. x. xanthopygius*: 5 El Real; 6 Río Jaqué; 7 Río Juradó; 8 Río Truandó; 9 Quimari. Open circles — *H. x. berliozi*: 10 Mutatá; 11 Alto Bonito; 12 Bahía Solano; 13 Baudó Mountains; 14 Jurubidá; 15 Nuquí; 16 Santa Cecilia; 17 Tadó; 18 Condoto. B Generalized distribution of *H. rubrifrons* (1, solid area) and *H. xanthopygius* (2, area hatched vertically).

The well differentiated representative of Middle America is *Heterospingus rubrifrons* which meets *H. xanthopygius* along the Río Jaqué, where Wetmore (1965 and pers. comm.) has collected both species. They are probably also in contact near El Real, where W. B. Richardson collected a female bird in 1915 that resembles others of *H. xanthopygius* in its large size and medium gray underparts (spec. in Amer. Mus. Nat. Hist., New York). It would be interesting to find out the interrelationship of these two forms which are variously treated as subspecies of *H. xanthopygius* (Hellmayr 1936) or as two distinct parapatric species (De Schauensee 1966).

Eucometis penicillata cristata (Du Bus)

Gray-headed Tanager

Specimens: Río Tanela 1 ♂.

Mitrospingus cassinii cassinii (Lawrence)

Dusky-faced Tanager

Specimens: Río Imamadó 1 ♂ (10×4 mm), 1 ♀ (1.5 mm); Río Truandó 2 ♂ (9×6, 9.5×6.5 mm), 1 —; Río Cuía, near Río Tanela 1 ♂; Mutatá 1 ♀.

A rather common trans-Andean species that inhabits thickets along forest borders and forest streams. Its closest relative is the restricted cis-Andean *M. oleagineus*.

Erythrothlypis salmoni (Sclater)

Scarlet-and-white Tanager

Specimens: Mutatá 1 ♂, 1 ♂ imm., 1 ♀.

The Scarlet-and-white Tanager is a bird of the Pacific forests (Fig. 22 I). It ranges probably along the northern base of the Western Andes and may eventually be found to inhabit the region of its supposed type locality at Remedios located at the northern end of the Central Cordillera. There is not yet sufficient reason to change the type locality of *E. salmoni*, as proposed by Carriker (1955), until more collecting has been done along the northern slope of the Western and Central Cordillera of Colombia. Possibly a similar distribution pattern exists in this tanager as in other typical Chocó species such as *Trogon comptus*, *Dysithamnus puncticeps*, *Heterospingus xanthopygius*. These species range around the northern tip of the Western Andes inhabiting the humid base and foothill zone of the mountains without spreading north into the less humid lowlands.

Fringillidae

Saltator maximus iungens Griscom

Buff-throated Saltator

Specimens: Frasuquillo 1 ♂ (10×7 mm), 1 ♀ (1 mm); Río Chigodoró 1 ♀ (2 mm); Río Napipí 1 ♂ (12×10 mm); Serranía de San Jacinto (Arroyo Playón 1 ♂, 1 ♀; Arroyo Tigre 1 ♂).

A bird of second growth thickets, forest borders and bushy pastures which is widespread in northwestern Colombia. For a detailed study of its nesting biology see Skutch (1954).

Saltator coerulescens Vieillot**Grayish Saltator**

Specimens: *S. c. plumbeus* Bonaparte: Serranía de San Jacinto (San Carlos 1 ♂). *S. c. subsp.*: Riosucio 1 ♂ (deposited at Acad. Nat. Sciences, Philadelphia).

The bird from the lower Atrato Valley (Riosucio) is much darker throughout than *S. c. plumbeus* of northern Colombia and has a shorter tail (96.1 mm). It "looks very much like the Costa Rican form *brevicaudus*, but is not as uniformly slate gray on the breast and shows more of a fulvous tinge below" (E. Eisenmann, pers. com.). A male and a female of this species taken by Mrs. Kerr along the lower(?) Río Atrato in 1909 and 1910, respectively, and preserved at the American Museum of Natural History, New York, "are darker than her Sinu bird, but look like another example from La Playa, near Barranquilla" (E. Eisenmann). More material from the lower Atrato Valley is needed to reach a conclusion regarding the taxonomic status this population.

The species is apparently quite rare in the Atrato Valley; only the three specimens mentioned above are known. I met the bird at Riosucio when a flock of about ten passed over a trail in partially cleared country behind the village, where I also found *Galbula r. ruficauda*, *Piaya minuta*, and *Bucco noanamae*.

The Atrato population of *S. coerulescens* is separated from the paler *S. c. plumbeus* of northern Colombia by the intervening forest region east of the Gulf of Urabá and from the Costa Rican populations by the entire length of Panamá and eastern Costa Rica. Possibly it represents a relict population formerly connected with the populations to the east and west and cut off rather recently by the return of a more humid climate and a corresponding growth of forests in the intervening areas. Due to the recent deforestation, *S. coerulescens* is presently advancing into the upper Sinú region where it has been observed by E. O. Willis (pers. comm.) near Tucurá and along the Río Verde.

Saltator albicollis striatipectus Lafresnaye**Streaked Saltator**

Specimens: Serranía de San Jacinto (San Carlos 1 ♂; Cansona 2 ♂).

These birds were taken in the coffee forest around Cansona at an elevation of 600 m. See Parkes (1959) for a discussion of the taxonomy of this species in northern Colombia.

Pitylus grossus saturatus Todd**Slate-colored Grossbeak**

Specimens: Río Tanela 1 ♂; Río Truandó 1 ♀ (8 mm); Río Uva 1 ♂ (10×5 mm); Mutatá 2 ♀.

Pheucticus ludovicianus (L.)**Rose-breasted Grossbeak**

Specimens: Juradó 1 ♂ (March 22); Serranía de San Jacinto (Cansona 1 — February 4; Arroyo Cacao 1 — February 5).

Cyanocompsa cyanoides cyanoides (Lafresnaye) **Blue-black Grosbeak**

Specimens: Río Tanela 1 ♂; Río Tulapa 1 ♀; Frasquillo 1 ♂ (4×3 mm); Río Chigorodó 1 ♂ (7×5 mm); Pavarandocito 1 ♀ (2 mm); Río Juradó 1 ♂ (7×4 mm).

The Blue-black Grosbeak inhabits lower levels of the forest interior and is seldom seen on clearings. Skutch (1954) prepared an account on the biology of this species.

Passerina cyanea (L.) **Indigo Bunting**

Specimens: Río Uva 1 ♂ (March 12), deposited at Acad. Nat. Sciences, Philadelphia.

This northern species usually winters south only to Panamá. Two previous records from Colombia are from Sautatá and El Difícil (Dep. Magdalena, Carriker 1954).

Spiza americana (Gmelin) **Dickcissel**

Specimens: Río Cope 1 ♂ (April 19).

Volatinia jacarina (L.) **Blue-black Grassquit**

Specimens: None.

A common bird in the grasslands of northern Colombia, where I have frequently observed the short display hop of the male during singing. Alderton (1963) studied the breeding behavior of this grassquit in Panamá

Sporophila intermedia bogotensis Gilliard **Gray Seedeater**

Specimens: Frasquillo 1 ♀ (8 and 6 mm!).

This little finch was breeding in the partially cleared hills of the upper Sinú region. De Schauensee (1948—1952) referred specimens from nearby Quimari to *S. i. bogotensis*.

Sporophila americana chocoana De Schauensee **Variable Seedeater**

Specimens: Juradó 1 ♂ (5×4 mm); Río Guadualito 1 —; Mutatá 1 ♂.

Sporophila minuta minuta (L.) **Ruddy-breasted Seedeater**

Specimens: Acandí 1 ♀; Sautatá 1 ♂; Río Cope 1 ♂ (2.5×1.5 mm); Mutatá 1 ♂; Montería 1 ♀; Serranía de San Jacinto (San Carlos 1 ♂); Yati 1 ♂ imm.

Oryzoborus crassirostris occidentalis Sclater **Large-billed Seed-Finch**

Specimens: Sautatá 1 ♂.

Flocks of this seed-finch were frequently seen near Sautatá. Carriker (1955) reported this species from Sautatá and Quibdó.

Oryzoborus funereus Sclater **Thick-billed Seed-Finch**

Specimens: Tierra Alta 1 ♀; also observed along the Río Nain.

Arremon conirostris striaticeps (Lafresnaye)**Black-striped Sparrow**

Specimens: Sautatá 1 ♂; Serranía de San Jacinto (Arroyo Camaroncito 1 ♂).

This northern Colombian species inhabits fairly open scrubby habitats. It is found in the lower Atrato Valley south only to Sautatá and is missing from the Chocó region but recurs in southwestern Colombia and northwestern Ecuador (Chapman 1926). Skutch (1954) and Moynihan (1963) published detailed observations of this sparrow in Central America.

Arremon schlegeli schlegeli Bonaparte**Golden-winged Sparrow**

Specimens: Serranía de San Jacinto (Cansona 2 —; San Jacinto 1 ♂).

A characteristic bird of dense thickets in the Serranía de San Jacinto but missing in forested areas.

Arremon aurantirostris occidentalis Hellmayr**Orange-billed Sparrow**

Specimens: Río Imamadó 1 ♂ (7×5 mm), 1 ♀ (1.5 mm); Río Napipí 3 ♂ (7×4, 9×8, 9.5×7 mm), 1 ♂ imm. (2×1 mm); Río Uva 2 ♂ (5×3, 1.5×1 mm), 1 ♂ imm. (2×1 mm).

This form intergrades with the Panamanian subspecies *strictocollaris* near Sautatá and Juradó (De Schauensee 1948—1952). The population of the upper Sinú region is designated as *A. a. erythrorhynchus*.

12. Summary

The Urabá region of northwestern Colombia connects the isthmus of Panamá with the mainland of South America. The area is still covered extensively with dense tropical forest which, however, is rapidly being destroyed by increasing numbers of settlers entering from interior Antioquia and the lower Sinú region. Large marshes and swamps exist at the head of the Gulf of Urabá and in the broad valley of the lower Río Atrato.

The bird fauna of the Urabá region is similar to that of the adjoining lowlands of Darién (eastern Panamá) to the west and of the upper Sinú region to the east. Most species range continuously from one into the other region. However, a number of differences exist between the Urabá fauna and that of the Chocó region to the south. These differences arose due to the different climatic and ecologic conditions of the Pacific lowlands which are an area of excessive humidity.

An ornithogeographic analysis of the trans-Andean lowland forest region indicates the existence of five distribution centers (*core areas*) which probably acted as centers of faunal differentiation and dispersal: Caribbean Guatemala center; Caribbean and Pacific Costa Rica centers; Chocó center; and Nechí center. Two major regions of faunal fusion and overlap (*suture zones*) occur between the above dispersal centers and comprise Honduras—Nicaragua and Panamá-northwestern Colombia. These suture zones include clusters of zones of secondary contact of forest birds at various stages of speciation and should be studied in detail in the field. The secondary contact zones are of particular importance for an historical interpretation of faunal differentiation. Northwestern Colombia and Panamá probably were a transit area for the faunas of the more open and drier

vegetation during dry climatic periods of the past and are an important meeting place of different forest faunas today.

The main portion of this publication is an annotated list of a collection of birds made in northwestern Colombia between 1959 and 1966. The discussions contain detailed information on hybridizing subspecies and non-hybridizing allied species that meet in the Urabá region as well as on the neotropical range of several super-species or species groups such as the *Trogon viridis* superspecies, the antbirds of the genus *Gymnopithys*, the *Cyanocorax cayanus* species group, and the *Euphonia violacea* superspecies. *Tangara "schrunkii anchicayae"* is a synonym of *T. florida auriceps*.

13. Zusammenfassung

Avifauna von Nordwest-Columbien, Südamerika

Die Tiefländer um den Golf von Urabá in Nordwest-Columbien verbinden die Landenge von Panamá mit dem südamerikanischen Kontinent. Noch heute ist das Urabá-Gebiet weitgehend mit dichten tropischen Wäldern bedeckt, die jedoch durch die rasch anwachsende Bevölkerung in zunehmendem Maße gelichtet werden. Ausgedehnte Sümpfe erstrecken sich südlich des Golfes von Urabá im breiten Tal des unteren Río Atrato.

Die Avifauna des Urabá-Gebietes ähnelt der Fauna der Tiefländer von Ost-Panamá einerseits und der des oberen Sinú-Gebietes andererseits. Unterschiede zwischen der Urabá-Fauna und der Fauna der Chocó-Wälder des pazifischen Tieflandes von West-Columbien sind wahrscheinlich durch abweichende klimatische und ökologische Bedingungen verursacht.

Im zoogeographischen Teil der Arbeit wird die Vogelfauna der Wälder Nordwest-Columbiens analysiert als Teil der gesamten trans-andinen Regenwaldfauna, die Nordwest-Ecuador, West-Columbien und Mittelamerika bis nach Südwest-Mexiko besetzt. Fünf Verbreitungszentren (*core areas*) in diesem Gebiet werden als Differenzierungs- und Ausbreitungszentren interpretiert: das Karibische Guatemala-Zentrum; das Karibische und das Pazifische Costa-Rica-Zentrum; das Chocó-Zentrum und das Nechí-Zentrum. In zwei zoogeographisch wichtigen Kontaktgebieten (*suture zones*) zwischen den obigen Ausbreitungszentren verschmolzen und überlappten die verschiedenen Faunen bei der Ausdehnung der trans-andinen Wälder. Diese beiden Gebiete sekundärer Faunenmischung umfassen Honduras—Nicaragua einerseits und Panamá—Nordwest-Columbien andererseits. Kontaktzonen von Waldvögeln auf verschiedenen Stadien des Artbildungsprozesses sind hier gehäuft zu finden und sollten im Detail untersucht werden. Nordwest-Columbien und Panamá bildeten wahrscheinlich ein zusammenhängendes Durchgangsgebiet für die Faunen offener und trockener Vegetation während arider Klimaphasen des Pleistozän und sind heute ein wichtiges Kontaktgebiet verschiedener trans-andiner Waldfaunen und der amazonischen Waldfauna.

Im systematischen Hauptteil wird eine Balgsammlung besprochen, die der Verfasser in Nordwest-Columbien während der Jahre 1959—1966 angelegt hat. Es werden besonders solche Formen diskutiert, die in diesem Gebiet in sekundärem Kontakt stehen und entweder in ausgedehntem Maße hybridisieren („Subspezies“) oder — ohne sich zu vermischen — einander in den kontinuierlichen Wäldern geographisch ausschließen, weil sie vermutlich ökologisch konkurrieren (Arten). Die Verbreitung mehrerer neotropischer Superspezies und Artengruppen wird besprochen und illustriert, z. B. die der *Trogon-viridis*-Superspezies, der Ameisenvögel der

Gattung *Gymnopathys*, der *Cyanocorax-cayanus*-Artengruppe und der *Euphonia-violacea*-Superspezies. *Tangara „schrankii anchicayae“* ist ein Synonym von *T. florida auriceps*.

14. References

- Alderton, C. C. (1963): The breeding behavior of the Blue-black Grassquit. *Condor* 65: 154—162.
- Amadon, D. (1944): The genera of Corvidae and their relationships. *Amer. Mus. Novitates* 1251, 21 pp.
- Anonymous (1949): Special report of the Governor of the Panamá Canal on the Atrato-Truandó canal route. Publ. Law 280, 79th Congress, 1st session.
- Atlas de Economía Colombiana (1959): Part I: Aspectos Físico y Geográfico. (1962): Part 3: Fuentes de Energía, Recursos Mineros y Forestales, Sistemas de Comunicaciones. Banco de la República, Departamento de Investigaciones Económicas, Bogotá, Colombia.
- Atlas de Colombia (1969): Instituto Geográfico "Agustín Codazzi", Bogotá. 216 pp.
- Baker, R. H. (1963): Geographical distribution of terrestrial mammals in Middle America. *Amer. Midland Nat.* 70: 208—249.
- Betts, B. J. (1973): A possible hybrid Wattled X Northern Jacana in Costa Rica. *Auk* 90: 687—689.
- Blake, E. R. (1953): *Birds of Mexico. A Guide for Field Identification*. Univ. Chicago Press.
- (1955): A collection of Colombian game birds. *Fieldiana, Zoology* 37: 9—23.
- Borrero, J. I. (1960): Notas sobre aves de la Amazonía y Orinoquía Colombianas. *Caldasia* 8: 485—514.
- Borrero, J. I., y J. Hernandez C. (1958): Apuntes sobre aves colombianas. *Caldasia* 8: 253—294.
- Brosset, A. (1964): Les oiseaux de Pacaritambo (ouest de l'Ecuador). *L'Oiseau et R. F. O.* 34: 1—24, 112—135.
- Carriker, Jr., M. A. (1954): Additions to the avifauna of Colombia. — *Novedades Colombianas* 1, no. 1: 14—19.
- (1955): Notes on the occurrence and distribution of certain species of Colombian birds. — *Novedades Colombianas* 1, no. 2: 48—64.
- (1959): New records of rare birds from Nariño and Cauca and notes on others. — *Novedades Colombianas* 1, no. 4: 196—199.
- Cassin, J. (1860): Catalogue of birds collected during a survey of a route for a shipcanal across the Isthmus of Darien, by order of the Government of the United States, made by Lieut. N. Michler, of the U. S. Topographical Engineers, with notes and descriptions of new species. — *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 12: 132—144, 188—197.
- Chapman, F. M. (1917): The distribution of bird-life in Colombia: a contribution to a biological survey of South America. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 36.

- (1926): The distribution of bird-life in Ecuador, a contribution to the study of the origin of Andean bird-life. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 55.
- (1928): The nesting habits of Wagler's Oropendola (*Zarhynchus wagleri*) on Barro Colorado Island. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 58: 123—166.
- (1929): *My Tropical Air Castle*. Appleton & Co., New York.
- (1935): The courtship of Gould's Manakin (*Manacus vitellinus vitellinus*) on Barro Colorado Island. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 68: 471—525.
- (1938): *Life in an Air Castle*. Appleton & Co., New York.
- Cottrell, G. W. (1968): The genera of puffbirds. *Breviora* (Mus. Comp. Zool., Harvard) no. 285, 5 pp.
- Cuatrecasas, J. (1958): Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Rev. Acad. Colombiana Cienc. Exactas, Físicas y Naturales* 10 (no. 40): 221—264.
- Darlington, P. J. (1957): *Zoogeography*. J. Wiley & Sons, Inc. New York.
- Davis, T. A. W. (1953): An outline of the ecology and breeding seasons of birds of the lowland forest region of British Guiana. — *Ibis* 95: 450—467.
- De Schauensee, R. M. (1946-a): Colombian Zoological Survey; part 2: Notes on Colombian crows, wrens and swallows. — *Notulae Naturae* 161.
- (1946-b): Colombian Zoological Survey; part 4: Further notes on Colombian birds, with the description of new forms. — *Notulae Naturae* 167.
- (1948): Two new subspecies of birds from western Colombia. — *Notulae Naturae* 209.
- (1948—1952): The birds of the Republic of Colombia. — *Caldasia* 5, no. 22—26: 251—1214.
- (1950-a): Colombian Zoological Survey; part 5: New birds from Colombia. — *Notulae Naturae* 221.
- (1950-b): Colombian Zoological Survey; part 7: A collection of birds from Bolívar, Colombia. — *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 102: 111—139.
- (1959): Additions to the "Birds of the Republic of Colombia". — *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 111: 53—75.
- (1964): *The Birds of Colombia and Adjacent Areas of South and Central America*. Narberth, Pa.
- (1966): *The Species of Birds of South America and Their Distribution*. — Narberth, Pa.
- (1970): *A Guide to the Birds of South America*. — Wynnewood, Pa.
- Duellman, W. E. (1966): The Central American herpetofauna: an ecological perspective. *Copeia* 1966: 700—719.
- Dugand, A. (1947): Aves del Departamento del Atlántico, Colombia. — *Caldasia* 4, no. 20: 499—648.
- Dunn, E. R. (1940): Some aspects of herpetology in lower Central America. *Trans. New York Acad. Sci.* (ser. 2), 2: 156—158.
- Dunning, J. S. (1970): *Portraits of Tropical Birds*. — Wynnewood, Pa.
- Eisenmann, E. (1952): Annotated list of birds of Barro Colorado Island, Panama Canal Zone. — *Smiths. Misc. Coll.* 117, no. 5.
- (1955): The Species of Middle American Birds. — *Trans. Linn. Soc. New York* 7.

- (1970): Review: A Distributional Survey of the Birds of Honduras. By B. L. Monroe, Jr. *Wilson Bull.* 82: 106—109.
- (1971): Range expansion and population increase in North and Middle America of the White-tailed Kite (*Elanus leucurus*). — *American Birds* 25: 529—536.
- Espeñal, L. S., and E. Montenegro (1963): Formaciones Vegetales de Colombia. Memoria explicativa sobre el Mapa Ecológico. Inst. Geográfico "Agustín Codazzi", Dept. Agrol., Bogotá.
- French, R. (1973): A Guide to the Birds of Trinidad and Tobago. Wynnewood, Pa.
- Forshaw, J. M. (1973): Parrots of the World. Illustrated by W. T. Cooper. Melbourne.
- Friedmann, H., and F. D. Smith, Jr. (1955): A further contribution to the ornithology of northeastern Venezuela. *Proc. U. S. Nat. Mus.* 104: 463—524.
- Goosen, D., A. Ruis, F. Herrón, A. del Valle, E. Montenegro, and S. T. Benavides (1962): Levantamiento general de los suelos de la región de Urabá. Inst. Geográfico "Agustín Codazzi", Dept. Agrol., Publ. No. LG-2, Bogotá.
- Gordon, B. L. (1957): Human geography and ecology in the Sinú country of Colombia. *Ibero-Americana* 39.
- Griscom, L. (1935): The ornithology of the Republic of Panamá. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 78: 261—382.
- (1942): Origin and relationships of the faunal areas of Central America. *Proc. VIII Amer. Sci. Congr.* 3 (Biol. Ser.): 425—430.
- Griscom, L., and J. C. Greenway, Jr. (1941): Birds of lower Amazonia. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 88: 83—344.
- Guardia, T., and others (1957): Explorations in the Darién gap; a report on studies for the final link in the Panamerican highway. VII Pan American Highway Congress, report of the Darién Subcommittee, Panamá City.
- Gyldenstolpe, N. (1945): The bird fauna of the Río Juruá in western Brazil. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, ser. 3, 22 (3): 1—338.
- (1951): The ornithology of the Río Purús region in western Brazil. *Arkiv Zool.*, ser. 2, vol. 2.
- Haffer, J. (1959): Notas sobre las aves de la región de Urabá. — *Lozania (Acta Zool. Colombiana)* no. 12.
- (1961 a): Notas sobre la avifauna de la Península de la Guajira. *Novedades Colombianas* 1: 374—396.
- (1961 b): A new subspecies of woodpecker from northern Colombia: *Picumnus cinnamomeus persaturatus* subsp. nova. — *Novedades Colombianas* 1: 397—400.
- (1962): Zum Vorkommen von *Brachygalba salmoni* Sclater & Salvin. — *J. Orn.* 103: 38—46.
- (1967 a): Speciation in Colombian forest birds west of the Andes. — *Amer. Mus. Novitates* no. 2294¹).
- (1967 b): Some allopatric species pairs of birds in northwestern Colombia. — *Auk*. 84: 343—365¹).

- (1967 c): On birds from the northern Chocó region, NW-Colombia. — Veröff. Zool. Staatssammlung München 11; 123—149 ¹⁾.
- (1967 d): Zoogeographical notes on the „nonforest“ lowland bird faunas of northwestern South America. *Hornero* 10; 315—333.
- (1968): Über die Flügel- und Schwanzmauser columbianischer Piciformes. — *J. Orn.* 109; 157—171.
- (1969): Speciation in Amazonian forest birds. — *Science* 165; 131—137.
- (1970 a): Art-Entstehung bei einigen Waldvögeln Amazoniens. — *J. Orn.* 111, p. 285—331.
- (1970 b): Geologic-climatic history and zoogeographic significance of the Urabá region in northwestern Colombia. — *Caldasia* 10: 603—636.
- (1974 a): Pleistozäne Differenzierung der amazonischen Vogelfauna. — *Bonn. Zool. Beitr.* 25: 87—117.
- (1974 b): Avian Speciation in Tropical South America. — *Publ. Nuttall Ornith. Club* no. 14.
- Haffer, J. and J. I. Borrero (1965): On birds from northern Colombia. — *Rev. Biol. Tropical* 13: p. 29—53. San José (Costa Rica).
- Hammen, T. van der (1961): The Quaternary climatic changes of northern South America. *Ann. New York Acad. Sci.* 95: 676—683.
- (1974): The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journ. Biogeogr.* 1: 3—26.
- Hammen, T. van der and E. Gonzalez (1960): Upper Pleistocene and Holocene climate and vegetation of the „Sabana de Bogotá“ (Colombia, South America). *Leidse Geol. Mededelingen* 25: 261—315.
- Hardy, J. W. (1969 a): Habits and habitats of certain South American jays. *Contributions in Science* (Los Angeles County Museum) no. 165.
- (1969 b): A taxonomic revision of the New World jays. *Condor* 71: 360—375.
- Haverschmidt, F. (1953): Notes on the life history of the Black-crested Ant Shrike in Surinam, *Wilson Bull.* 65: 242—251.
- (1959): Notes on *Helicolestes hamatus* in Surinam. *Auk* 76: 32—36.
- Hellmayr, C. E. (1911): A contribution to the ornithology of western Colombia. *Proc. Zool. Soc. London* 1911: 1084—1213.
- (1924): Catalogue of birds of the Americas and adjacent islands. Pteroptochidae-Conopophagidae-Formicariidae. *Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser.* 13, no. 3.
- (1936): *Id.*, Tersinidae-Thraupidae. *Ibid.* 13, no. 9.
- Hellmayr, C. E., and B. Conover (1942): *Id.*, Rheidae-... Columbidae. *Ibid.* 13, no. 1, part 1.
- (1949): *Id.*, Cathartidae-... Falconidae. *Ibid.* 13, no. 1, part 4.
- Hernandez, J. (1969): Regiones zoogeográficas de Colombia; in: *Atlas de Colombia*. Instituto Geográfico „Augustín Codazzi“, Bogotá.
- Howell, T. R. (1969): Avian distribution in Central America. *Auk*. 86: 293 bis 326.

¹⁾ An article "On the bird fauna of the Urabá region, NW Colombia" referred to as "Rupicola, in press" by Haffer (1967 a, b, c) has not been published.

- (1971): An ecological study of the birds of the lowland pine savanna and adjacent rain forest in northeastern Nicaragua. *Living Bird* 10: 185—242.
- Hueck, K. (1966): *Die Wälder Südamerikas*. Stuttgart.
- Hueck, K. und P. Seibert (1972): *Vegetationskarte von Südamerika*. Stuttgart.
- Karr, J. (1971): Structure of avian communities in selected Panamá and Illinois habitats. *Ecol. Monogr.* 41: 207—229.
- Kelso, L. (1938): A study of the Spectacled Owls, genus *Pulsatrix*. *Biol. Leaflet* no. 10.
- Kilham, L. (1972): Habits of the Crimson-crested Woodpecker in Panamá. *Wilson Bull.* 84: 28—47.
- Koepcke, M. (1961): Birds of the western slope of the Andes of Perú. *Amer. Mus. Novitates* 2028.
- Lauer, W. (1959): Klimatische und pflanzengeographische Grundzüge Zentralamerikas. *Erdkunde* 13: 344—354.
- Lehmann, F. C. (1957): Contribuciones al estudio de la fauna de Colombia XII. *Novedades Colombianas* 1, no. 3: 101—156.
- (1960): Contribuciones al estudio de la fauna de Colombia XV. *Novedades Colombianas* 1, no. 5: 256—276.
- Lowery, G. H., Jr. and J. P. O'Neill (1969): A new species of antpitta from Peru and a revision of the subfamily Grallariinae. *Auk*. 86: 1—12.
- Marinkelle, C. J. (1970): Birds of the Serranía de Macuira, Guajira Peninsula, Colombia. *Mitteilungen Inst. Colombo-Aleman, Santa Marta, Invest. Cient.* 4: 15—34.
- Mayr, E. (1942): *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. New York.
- (1946): History of the North American bird fauna. *Wilson Bull.* 58: 1—68.
- (1957): New species of birds described from 1941 to 1955. *J. Orn.* 98: 22—35.
- (1959): Trends in avian systematics. *Ibis* 101: 293—302.
- (1963): *Animal species and evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- (1964): Inferences concerning the Tertiary American bird faunas. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 51: 280—288.
- (1965): What is a fauna? *Zool. Jb. Syst.* 92: 473—486.
- Monroe, B. L., Jr. (1968): A distributional survey of the birds of Honduras. *Ornithol. Monogr.* 7.
- Morony, J. J., W. J. Bock und J. Farrand, Jr. (1975): *Reference List of the Birds of the World*. Deptmt. of Ornithology, American Museum of Natural History, New York.
- Moynihan, M. (1962): The organization and probable evolution of some mixed species flocks of neotropical birds. *Smiths. Misc. Col.* 143 (7).
- (1963): Display patterns of tropical American „nine-primaried“ songbirds. III. The Green-backed Sparrow. *Auk*. 80: 116—144.

- Müller, P. (1973): Dispersal centers of terrestrial vertebrates in the Neotropical Realm. *Biogeographica* 2. The Hague.
- Myers, C. (1969): The ecological geography of cloud forest in Panama. *Amer. Mus. Novitates* no. 2396.
- Nicéforo-María, H. (1948): Notas sobre aves de Colombia, III. *Caldasia* 5, no. 21: 201—210.
- Nicéforo-María, H., y A. Olivares (1964): Adiciones a la avifauna colombiana, I. *Boletín del Instituto de la Salle, Bogotá*: 5—27.
- Norton, D. W., G. Orcés, and E. Sutter (1972): Notes on rare and previously unreported birds from Ecuador. *Auk* 89: 889—894.
- Novaes, F. C. (1959): Variação geográfica e o problema da espécie nas aves do grupo *Ramphocelus carbo*. *Bol. Museu Paraense E. Goeldi, Zool.*, 22.
- (1973): Aves do uma vegetação secundária na foz do Amazonas. *Publ. Avulsas Museu Goeldi*, no. 21.
- Olivares, A. (1957): Aves de la costa del Pacífico, Municipio de Guapi, Cauca, Colombia, II. *Caldasia* 8, no. 36: 33—83.
- (1958): *Id.*, part III. *Caldasia* 8, no. 37: 217—251.
- O'Neill, J. P. (1974): The birds of Balta, a Peruvian Dry Tropical Forest locality, with an analysis of their origins and ecological relationships. Ph. D. thesis, Louisiana State University.
- O'Neill, J. P., y D. L. Pearson (1974): Estudio preliminar de las aves de Yarinacocha, Departamento de Loreto, Perú. *Publ. Mus. Hist. Nat. Javier Prado*, ser. A (Zool.), no. 25.
- Parkes, K. C. (1959): A new race of *Saltator albicollis* from Venezuela and adjacent Colombia. *Novedades Colombianas* 1: 200—201.
- (1969): The Red-throated Ant-Tanager (*Habia fuscicauda*) in Panamá and Colombia. *Proc. Biol. Soc. Washington* 82: 233—241.
- Parsons, J. J. (1952): The settlement of the Sinú Valley of Colombia. *Geograph. Review* 42: 67—86.
- (1960): Santa María La Antigua. *Geograph. Review* 50: 274—276.
- (1967): Antioquia's corridor to the sea. An historical geography of the settlement of Urabá. *Ibero-Americana* no. 49.
- Peters, J. L. (1931): Additional notes on the birds of the Almirante Bay region of Panamá. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 71: 293—345.
- Phelps, W. H., and W. H. Phelps, Jr. (1947): Ten new subspecies of birds from Venezuela. *Proc. Biol. Soc. Washington* 60: 149—164.
- (1963): Lista de las aves de Venezuela con su distribución. Parte 2 (Passeriformes), second edition. *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.* 24.
- Pinto, O. (1944): Catálogo das aves do Brasil (2 a parte). São Paulo.
- Pinto, O., e E. A. de Camargo (1955): Lista anotada de aves colecionadas nos limites ocidentais do Estado do Paraná. *Papéis Avulsos, Dept. Zool., São Paulo*, 12, no. 9: 215—234.
- (1957): Sobre uma coleção de aves da região de Cachimbo (sul do Estado do Pará). *Papéis Avulsos, Dept. Zool., São Paulo*, 13: 51—69.

- Remington, C. L. (1968): Suture-zones of hybrid interaction between recently joined biotas. In: T. Dobzhanski (ed.). *Evolutionary Biology*, vol. 2. New York.
- Ryan, R. M. (1963): The biotic provinces of Central America. *Acta Zool. Mex.* 6 (2—3): 1—54.
- Savage, J. M. (1966): The origins and history of the Central American herpetofauna. *Copeia* 1966: 719—766.
- Schäfer, E. (1969): Lebensweise und Ökologie der im Nationalpark von Rancho Grande (Nord-Venezuela) nachgewiesenen Ameisenvogelarten (Formicariidae). *Bonn. Zool. Beitr.* 20: 99—109.
- Schmidt, R. D. (1952): Die Niederschlagsverteilung im andinen Kolumbien. *Bonner Geograph. Abhandl.* 9: 99—119.
- Selander, R. K. (1971): Systematics and speciation in birds. In: D. S. Farner and J. R. King (eds.): *Avian Biology*, vol. 1. New York.
- Short, L. L. (1969): Taxonomic aspects of avian hybridization. *Auk* 86: 84 bis 105.
- (1975): A zoogeographic analysis of the South American Chaco avifauna. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 154: 163—352.
- Sibley, C. G. (1958): Hybridization in some Colombian tanagers, avian genus *Ramphocelus*. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 102: 448—453.
- Simpson, G. G. (1950): History of the fauna of Latin America. *Amer. Scientist* 38: 361—389.
- Skutch, A. F. (1947): Life history of the Marbled Wood-Quail. *Condor* 49: 217—232.
- (1954, 1960, 1969): Life histories of Central American birds, vols. I, II, III. *Pacific Coast Avifauna* nos. 31, 34, 35. Berkeley, California.
- (1958): Roosting and nesting of aracari toucans. *Condor* 60: 201—219.
- (1959): Life history of the Black-throated Trogon. *Wilson Bull.* 71: 5—18.
- (1964): Life history of the Blue-diademed Motmot *Momotus momota*. *Ibis* 106: 321—332.
- (1967): Life histories of Central American highland birds. *Publ. Nuttall Ornith. Club*, no. 7.
- (1968): The nesting of some Venezuelan birds. *Condor* 70: 66—82.
- (1971 a): Life history of the Broad-billed Motmot, with notes on the Rufous Motmot. *Wilson Bull.* 83: 74—94.
- (1971 b): Life history of the Keel-billed Toucan. *Auk* 88: 381—396.
- (1972): Studies of tropical American birds. *Publ. Nuttall Ornith. Club*, no. 10.
- Slud, P. (1960): The birds of Finca „La Selva“, Costa Rica: A Tropical Wet Forest locality. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 121: 49—148.
- (1964): The birds of Costa Rica; distribution and ecology. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 128.
- Snow, B. K. (1974): Vocal mimicry in the Violaceous Euphonia, *Euphonia violacea*. *Wilson Bull.* 86: 179—180.
- Snow, D. W. (1962 a): A field study of the Black and White Manakin, *Manacus manacus*, in Trinidad. *Zoologica* 47: 65—104.

- (1962 b): A field study of the Golden-headed Manakin, *Pipra erythrocephala*, in Trinidad, W. I. Zoologica (New York) 47: 183—198.
- (1971): Observations on the Purple-throated Fruitcrow in Guyana. Living Bird 10: 5—17.
- (1973): The classification of the Cotingidae (Aves). Breviora (Mus. Comp. Zool.), no. 409.
- Snow, D. W., and A. Lill (1974): Longevity records for some neotropical land birds. Condor 76: 262—267.
- Snow, D. W., and B. K. Snow (1964): Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land birds. Zoologica (New York) 49: 1—39.
- (1973): The breeding of the Hairy Hermit. Ardea 61: 106—122.
- Snyder, D. E. (1966): The Birds of Guyana (formerly British Guiana). Salem.
- Stuart, L. C. (1964): Fauna of Middle America. In: *Handbook of Middle American Indians*, vol. 1 (R. Wauchop & R. C. West, eds.). Austin, Texas.
- (1966): The environment of the Central American cold-blooded vertebrate fauna. Copeia 1966: 684—699.
- Todd, W. E. C. (1943): Critical notes on the trogons. Proc. Biol. Soc. Washington 56: 3—16.
- Todd, W. E. C., and M. A. Carriker, Jr. (1922): The birds of the Santa Marta region of Colombia: A study in altitudinal distribution. Annals Carnegie Museum 14: 3—582.
- Trewartha, G. T. (1962): The Earth's Problem Climates. 2nd printing Univ. Wisconsin Press.
- Trojer, H. (1958): Meorología y climatología de la vertiente del Pacífico colombiano. Rev. Acad. Colombiana de Cienc. Ex., Físicas y Naturales 10 (40): 199—219.
- Troll, C. (1930): Die geologische Verkettung Süd- und Mittelamerikas. Mitt. Geograph. Gesellsch. München 23: 53—76.
- Udvardy, M. D. F. (1969): Dynamic Zoogeography. New York.
- U.S. Corps of Engineers (1967): Engineering feasibility studies, Atlantic-Pacific Interocean Canal: Interim geologic report, no. 1, Route 25.
- Van Tyne, J. (1929): The life history of the toucan *Ramphastos brevicarinatus*. Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan, no. 19.
- Vann, J. H. (1959): Landform-vegetation relationships in the Atrato delta. Ann. Assoc. Amer. Geogr. 49: 345—360.
- Vaurie, C. (1965): Systematic notes on the bird family Cracidae, no. 4, *Ortalis garrula* and *Ortalis ruficauda*. Amer. Mus. Novitates no: 2237.
- (1967): *Id.*, no. 9; The genus *Crax*. Amer. Mus. Novitates no. 2305.
- Viksne, A., T. C. Liston, and C. D. Sapp (1969): SLR reconnaissance of Panamá. Geophysics 34: 54—64.
- Vuilleumier, F. (1965): Relationships and evolution within the Cracidae (Aves, Galliformes). Bull. Mus. Comp. Zool. 134: 1—27.

- Webster, J. D. (1963): A revision of the Rose-throated Becard. *Condor* 65: 383—399.
- (1968): A revision of the Tufted Flycatchers of the genus *Mitrephanes*. *Auk* 85: 287—303.
- West, R. C. (1957): The Pacific lowlands of Colombia. Louisiana State Univ., Soc. Sci. Ser., no. 8, 278 pp.
- Wetmore, A. (1950): Additional forms of birds from the Republics of Panama and Colombia. *Proc. Biol. Soc. Washington* 63: 171—174.
- (1951): Additional forms of birds from Colombia and Panama. *Smiths. Misc. Coll.* 117; no. 2.
- (1953): Further additions to the birds of Panama and Colombia. *Smiths. Misc. Coll.* 122, no. 8.
- (1955): Further additions to the avifauna of Colombia. *Novedades Colombianas* 1, no. 2: 45—47.
- (1958): Additional subspecies of birds from Colombia. — *Proc. Biol. Soc. Washington* 71: 1—4.
- (1959): The birds of Isla Escudo de Veraguas, Panamá. — *Smiths. Misc. Coll.* 139, no. 2.
- (1962): Systematic notes concerned with the avifauna of Panamá. — *Ibid.* 145, no. 1.
- (1963): Additions to records of birds known from the Republic of Panamá. — *Ibid.* 145, no. 6.
- (1965 a): Additions to the list of birds of the Republic of Colombia. — *L'Oiseau* 35, no spécial: 156—162.
- (1965 b): The Birds of the Republic of Panamá, Part 1 (Tinamidae to Rhynchopidae). — *Smiths. Misc. Coll.* 150 (1).
- (1968): The Birds of the Republic of Panamá, Part 2 (Columbidae to Picidae). — *Ibid.* 150 (2).
- (1970): Descriptions of additional forms of birds from Panama and Colombia. *Proc. Biol. Soc. Washington* 82: 767—776.
- (1972): The Birds of the Republic of Panamá, part 3 (Dendrocolaptidae to Oxyruncidae). *Smiths. Misc. Coll.* 150 (3).
- Wetmore, A., and P. Galindo (1972): Additions to the birds recorded in Panamá. *Proc. Biol. Soc. Washington* 85: 309—311.
- Wijmstra, T. A. (1967): A pollen diagram from the Upper Holocene of the lower Magdalena Valley, Colombia. *Leidse Geol. Mededelingen* 39: 261—267.
- Wiley, R. H. (1971): Cooperative roles in mixed flocks of antwrens (Formicariidae). *Auk* 88: 881—892.
- Willis, E. O. (1967): The behavior of Bicolored Antbirds. Univ. Calif. Publ. Zool. 79: 132 pp.
- (1968): Studies of the behavior of Lunulated and Salvin's Antbirds. *Condor* 70: 128—148.

- (1972 a): Taxonomy, ecology, and behavior of the Sooty Ant-Tanager (*Habia gutturalis*) and other ant-tanagers (Aves). Amer. Mus. Novitates no. 2480.
- (1972 b): The behavior of Plain-brown Woodcreepers, *Dendrocincla iuliginosa*. Wilson Bull. 84: 377—420.
- (1972 c): The behavior of Spotted Antbirds. Ornithol. Monogr. 10.
- (1973): The behavior of Ocellated Antbirds. Smiths. Contrib. Zool. no. 144, 57 pp.

Willis, E. O. and Y. Oniki (1972): Ecology and nesting behavior of the Chestnut-backed Antbird (*Myrmeciza exsul*). Condor 74: 87—98.

Zimmer, J. T. (1937): Studies of Peruvian birds XXV: Notes on the genera *Thamnophilus*, *Thamnocharis*, *Gymnopathys*, and *Ramphocaenus*. Amer. Mus. Novitates no. 917,

— (1943): Studies of Peruvian birds XLV: The genera *Tersina*, *Chlorophonia*, *Tanagra*, *Tanagrella*, *Chlorochrysa*, and *Pipraeidea*. Amer. Mus. Novitates no. 1225.

— (1948): Studies of Peruvian birds 53: The family Trogonidae. Amer. Mus. Novitates no. 1380.

Anschrift des Verfassers: Dr. J. Haffer, Mobil Iran Offshore Inc., P. O. Box 11 — 1969, Tehran, Iran.





1
B716
SI

DAS GAUMENFALTENMUSTER
DER SÄUGETIERE
UND SEINE BEDEUTUNG
FÜR STAMMESGESCHICHTLICHE
UND TAXONOMISCHE
UNTERSUCHUNGEN

von

MARTIN EISENTRAUT



BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 8
1976

Herausgeber:

ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den „Bonner Zoologischen Beiträgen“ zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten und Bestellungen sind an die Schriftleitung zu richten.

This series of monographs, published by the Zoological Research Institut and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in „Bonner Zoologische Beiträge“.

Correspondence concerning manuscripts for publication and purchase orders should be addressed to the editors.

L'Institut de Recherches Zoologiques et Museum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les „Bonner Zoologische Beiträge“.

Toute correspondance concernant des manuscrits pour cette série ou des commandes doivent être adressées aux éditeurs.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 8, 1976

Preis 30 DM

Schriftleitung/Editor:

Dr. H. E. Wolters

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

Adenauerallee 150—164, 53 Bonn, Germany

Druck: Bonner Universitäts-Buchdruckerei

Berichtigung zu „Bonner Zoologische Monographien“

Nr. 8: Eisentraut, M.

**Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für
stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen**

Seite 177, Zeile 4 und Seite 178 Unterschrift Abb. 157:

Phocaena phocoena statt *Phocaena phocaena*.

Seite 182, Zeile 17—21:

die Nahrungsstoffe wie auf einer Leitbahn seitlich zu den Backenzähnen gleiten können. Sehr eindringlich wird diese Annahme suggeriert und zur Gewißheit, wenn man z. B. das eigenartige Gaumenfaltenmuster von *Cyncephalus* betrachtet. Besonders die stark ausgeprägten mittleren Falten sind seitlich steil nach hinten auf die Molarenreihen gerichtet, so daß durch

Seite 212:

von Lehmann, E. und H.-E. Schaefer: *zibethicus* statt *zibeticus*.

Seite 213:

Thenius, E. und H. Hofer statt Thenius, E. und H. Hafer

DAS GAUMENFALTENMUSTER
DER SÄUGETIERE
UND SEINE BEDEUTUNG
FÜR STAMMESGESCHICHTLICHE
UND TAXONOMISCHE
UNTERSUCHUNGEN

von

MARTIN EISENTRAUT

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 8
1976

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSIINSTITUT
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

Inhalt

	Seite
Einleitung	5
Literaturübersicht und Fragestellung	5
Beschaffung des Materials	8
 Beschreibung der Gaumenfalten	9
Monotremata	9
Marsupialia	12
Insectivora (Zalambdodonta, Insectivora, Macroscelidea)	24
Tupaiiformes	36
Primates	37
Prosimiae	37
Simiae	42
Chiroptera	52
Microchiroptera	52
Megachiroptera	72
Dermoptera	83
Edentata	84
Pholidota	89
Rodentia	90
Carnivora	134
Fissipedia	134
Pinnipedia	150
Lagomorpha	153
Tubulidentata	156
Sirenia	157
Proboscidea	159
Hyracoidea	161
Perissodactyla	162
Artiodactyla	165
Cetacea	176
Mystacoceti	176
Odontoceti	177

	Seite
Auswertung der Ergebnisse	179
Die Gaumenfalten, ein ancestrales Merkmal	179
Die funktionelle Bedeutung der Gaumenfalten	181
Typeneinteilung der Gaumenfaltenmuster und deren Bedeutung für stam- mesgeschichtliche Untersuchungen	186
Primärtyp	188
Staffeltyp	200
Ausblick	204
 Anhang	 206
Zusammenfassung	207
Summary	209
Schriftennachweis	211

EINLEITUNG

Literaturübersicht und Fragestellung

Bei den Säugetieren ist der Nasenraum vom Mundraum durch ein sekundäres Gaumendach getrennt, so daß die Choanen weit nach hinten verlagert sind und die Atmung durch die Nahrungsaufnahme und -bearbeitung nicht behindert wird. Der vordere Teil des Gaumendaches wird von einer aus verschiedenen Teilen zusammengesetzten Knochenplatte, dem Palatum, gebildet und daher als „harter Gaumen“ bezeichnet. Er setzt sich nach hinten mit einer dicken Muskelsehnenplatte, dem „weichen Gaumen“, fort.

Den harten Gaumen bedeckt eine derbe, bisweilen verhornte Epithelschicht, die bei den meisten Säugetierarten das Palatum nicht glatt überzieht, sondern zu mehr oder weniger quer verlaufenden Leisten aufgefaltet ist. Diese Gaumenleisten oder -falten (*Rugae palatinae*) sind ein Charakteristikum der Säugetiere und ganz offensichtlich ein sehr urtümliches, primäres Merkmal, da es sich — mit wenigen Ausnahmen — von den Montremen und Marsupialiern bis zu den hoch entwickelten Formen findet. Die funktionelle Bedeutung dieser Falten wird u. a. darin gesehen, daß sie als Widerlager der Zunge bei der Aufnahme und dem Festhalten der Nahrung — bei Jungtieren auch dem Festhalten der Zitze — und wohl auch gelegentlich bei ihrer Verarbeitung oder Zerkleinerung im Mundraum mitwirken. Das Fehlen der Falten bei einigen Arten und Gruppen dürfte auf einer schon seit langem vor sich gegangenen sekundären Rückbildung infolge Wegfalls der ursprünglichen Funktion beruhen. Diese Fragen werden uns noch später im allgemeinen Teil zu beschäftigen haben.

Nachdem meine Aufmerksamkeit bei Bearbeitung der auf mehreren Kamerunreisen gesammelten Säugetiere bei der Suche nach möglichen morphologischen Merkmalen mehr zufällig auf das Gaumenfaltenmuster gelenkt worden war, nahm ich eine vergleichende Untersuchung an Kameruner Muriden vor (Eisentraut 1969). Dabei zeigte es sich bereits, daß bei aller Übereinstimmung im großen Bauplan art- und gattungstypische Besonderheiten im Gaumenfaltenmuster auftreten können, die für taxonomische Entscheidungen und mithin für die Lösung von Fragen der stammesgeschichtlichen Beziehungen von Wichtigkeit sein können. Das gleiche ergaben meine späteren Untersuchungen (Eisentraut 1975 a) am Gaumenfaltenmuster afrikanischer Sciuriden. Die Ergebnisse waren so ermutigend und zum Teil so überraschend, daß der Entschluß reifte, die Untersuchungen auf alle Säugetiere auszudehnen und möglichst viele Angehörige der verschiedenen Ordnungen genauer zu betrachten.

Werfen wir zunächst einen Blick auf das einschlägige Schrifttum. Das Auftreten von Gaumenfalten bei Säugetieren ist seit langem bekannt, hat jedoch in der neueren Literatur nurmehr wenig Beachtung und Interesse gefunden. Die großen anatomischen Lehrbücher befassen sich mit den

Gaumenfalten nur am Rande (vergl. z. B. Weber 1928, Ehrenberger und Baum 1974). Dagegen liegen aus älterer Zeit, als Anatomie und Morphologie noch in hoher Blüte standen, eine Reihe wichtiger, inzwischen etwas in Vergessenheit geratener Arbeiten vor.

Einer der ersten, der eine Beschreibung der Gaumenfalten von einem oder auch von mehreren Vertretern verschiedener Säugetierordnungen gegeben hat, war kein geringerer als Cuvier (1845; genauer zitiert bei Retzius, 1906). Auch Milne-Edwards (1860) weist auf dieses den Säugetieren eigene Merkmal hin. Etwas eingehender und vergleichend beschäftigte sich dann Linton (1905) mit dem Gaumenfaltenmuster. Er untersuchte 36 Arten aus verschiedenen Ordnungen und gab von 20 Arten Abbildungen, die besser als alle Beschreibungen eine Vorstellung von dem Verlauf der Gaumenfalten geben. Etwa gleichzeitig, aber in einem viel weiter gesteckten Rahmen, untersuchte Retzius die Gaumenfalten und legte seine Ergebnisse 1906 in einer umfassenden und auch für uns grundlegenden Arbeit, „Die Gaumenleisten des Menschen und der Tiere“, nieder. Einleitend gibt er auch einen Überblick über die bis dahin erschienene einschlägige Literatur, auf die hier zusätzlich verwiesen sei. Hervorzuheben sind seine auf 14 Tafeln zusammengestellten Gaumenabbildungen von 63 Arten, die bei unserer späteren Bearbeitung besonders herangezogen werden sollen.

Kaum zahlreicher sind die Gaumenfalten-Arbeiten, die sich nur mit einer einzigen Säugetierordnung beschäftigen. So behandelt Robin (1881) eine Reihe von Chiropteren-Arten, nachdem vor ihm schon Kolenati (1860) auf das Gaumenfaltenmuster bei Fledermäusen hingewiesen hatte. Leider gibt Robin keine Abbildungen zu seinen textlichen Ausführungen. Bei den Megachiropteren sind die Gaumenfalten als ein typisches Merkmal bei der Gattungs- und Artkennzeichnung seitdem fast stets herangezogen worden (vergl. Andersen 1912). Im Jahre 1899 veröffentlichte Tullberg seine Abhandlung „Über das System der Nagetiere, eine phylogenetische Studie“. In ihr gibt er für zahlreiche Arten unter Beifügung von 33 Abbildungen das Gaumenfaltenmuster an, ohne es, wie der Untertitel seiner Arbeiten erwarten lassen könnte, als phylogenetisch wichtiges Merkmal auszuwerten. In 2 anatomischen Arbeiten über Marsupialier behandelt Sonntag (1921 a, b) auch die Gaumenfalten, wobei er besonderen Wert auf deren Anzahl legt. Schließlich verdanken wir A. H. Schultz (1949, 1958) eine Bearbeitung des Gaumenfaltenmusters bei Primaten. Er schließt hierbei auch den Menschen mit ein, nachdem zuvor schon eingehendere Untersuchungen am menschlichen Gaumen, u. a. von Gegenbaur (1878), Harrison (1888) und Fischer (1943) vorgenommen worden waren. Unerwähnt bleiben hier die zahlreichen anatomisch-morphologischen Arbeiten über einzelne Säugetierarten, bei denen nicht selten bei Abhandlung der Mundhöhle auch die Gaumenfalten kurz erwähnt werden. Soweit erforderlich, sollen einige dieser Arbeiten später Berücksichtigung finden.

Über den feineren Bau der Gaumenleisten bringt nur Oppel (1900) in seinem Lehrbuch eine Abbildung (Fledermaus) und eine kurze Beschreibung: „Die mikroskopische Untersuchung beim Eichhörnchen und bei der Fledermaus . . . ergab mir, daß sich die Gaumenleisten in ihrem Bau nicht wesentlich von der übrigen Schleimhaut des harten Gaumens unterscheiden. Die Gaumenleisten sind nicht etwa als aus zu Reihen verschmolzenen Papillen entstanden zu denken, vielmehr geht die ganze papillenträgende Schleimhaut in ihre Bildung ein. Epithel und Hornschicht des Gaumens sind im Bereich der Leisten bei den beiden untersuchten Tieren nicht verdickt“ (p. 37).

Alles in allem ist also über Gaumenfalten schon ein reiches Schrifttum vorhanden, das für die von uns beabsichtigte Auswertung sehr willkommen ist. Es sind dort manche Arten, die mir selbst nicht zugänglich waren, vertreten. Andererseits gelang es mir, nicht zuletzt dank der Unterstützung der Kollegen anderer Museen und Institute, ein umfangreiches Material zusammenzubringen, das die Grundlage der folgenden Ausführung bildet. Insgesamt konnten über 530 Arten berücksichtigt werden.

Nicht unwesentlich ist bei der Beschreibung des Gaumenfaltenmusters die Feststellung der Anzahl der Falten. Dazu ist folgendes zu bemerken: Bei den meisten Säugetieren befindet sich vor den eigentlichen Gaumenfalten, gewöhnlich unmittelbar hinter den Incisiven, die Papilla incisiva oder palatina, eine rundliche, längliche oder eckige Erhebung, an der jederseits bei vielen Säugern der Ductus nasopalatinus mündet. Bei zahlreichen Arten gehen von der Papille seitliche, oft faltenförmig wirkende Ausläufer aus. Wie die Abbildungen zeigen, kann diese Papillenregion sehr unterschiedlich gestaltet sein; nicht selten hat sie die Form eines Dreiecks. Von manchen Autoren, wie beispielsweise von Tullberg (1899), ist der Hinterrand dieser vorderen Papillenregion, sofern er bogenförmig abschließt, als Gaumenfalte mitgezählt worden. In den Fällen, in denen ganz offensichtlich diese seitlichen Ausläufer unmittelbar mit der Papilla in Zusammenhang stehen und zur Papillenregion gehören, bin ich diesem Vorgehen nicht gefolgt. In anderen Fällen ist die Entscheidung nicht immer leicht. Unterschiedlich behandelt ist auch die Frage, wie weit die den Abschluß des harten Gaumens bildende und bei manchen Arten vorhandene faltenartige Aufwölbung als echte Gaumenfalte mitzuzählen ist.

Sofern diese „Auffaltung“ durch eine entsprechende Aufwölbung des knöchernen Gaumendachabschlusses bewirkt wird, also keine echte Falte oder Leiste des Epithelbelages ist, ist sie meines Erachtens kein Bestandteil des Gaumenfaltenmusters und daher nicht als Falte anzusehen. Aus diesen Gegebenheiten heraus können sich kleine Differenzen zu den in der Literatur gemachten Angaben über die Faltenzahl ergeben. Sofern die Sachlage aus den in den einschlägigen Arbeiten der Autoren gegebenen Beschreibungen oder Abbildungen klar zu beurteilen ist, soll auf solche Differenzen hingewiesen werden.

Zunächst muß es darauf ankommen, das Gaumenfaltenmuster der einzelnen Arten, geordnet nach Gattungen, Familien und Ordnungen (z. T. auch weiteren Untergruppierungen) zu beschreiben. Bei der anschließenden Auswertung der Ergebnisse soll als erstes die Frage der funktionellen Bedeutung der Gaumenfalten und der mögliche Einfluß der Ernährungsweise auf

die Ausbildung des Faltenmusters erörtert werden. Im Vordergrund soll dann jedoch die Frage stehen, wieweit durch Vergleich der verschiedenen Baupläne und ihrer Differenzierungen sich Hinweise auf stammesgeschichtliche Zusammenhänge ergeben oder wieweit sich die aus anderen morphologischen Merkmalen bei rezentem oder fossilem Material gewonnenen Erkenntnisse untermauern lassen. In diesem Zusammenhang wird anhand von Beispielen auch die Frage zu erörtern sein, ob es bei übereinstimmendem Grundplan besondere Differenzierungen bei den unteren Taxa gibt, die bei Bearbeitung taxonomischer Fragen von Bedeutung sein können. Dabei wird auch die Untersuchung der innerhalb der Art vorkommenden individuellen Variation von Wichtigkeit sein. Hierfür ist allerdings ein großes Material notwendig, was zunächst nur in wenigen Fällen zur Verfügung stand. Ich kann daher auf diese Fragen nur anhand einiger Beispiele eingehen. Ebenso müssen Untersuchungen über mögliche geringe, aber konstante Unterschiede im Gaumenfaltenmuster bei nahe verwandten Arten oder Formen aus besagtem Grunde späteren Spezialuntersuchungen vorbehalten bleiben.

Beschaffung des Materials

Die Beschaffung des Materials war nicht ganz einfach, da bekanntlich in den Museen zum großen Teil trockenes Material aufbewahrt wird, bei dem an den Schädeln die Gaumenfalten abpräpariert sind. Trotzdem gelang es, von sämtlichen Säugetier-Ordnungen Material zu erlangen, meist als Alkoholpräparat, gelegentlich aber auch als Frischpräparat. Gewöhnlich wurde das Gaumenfaltenmuster gezeichnet oder fotografiert, bisweilen aber auch im Negativ als Kunststoffabguß festgehalten, von dem dann ein Gipspositiv hergestellt wurde.

Für die Überlassung oder das Ausleihen von Material bin ich folgenden Damen und Herren zu großem Dank verpflichtet: Prof. V. Aellen (Genf), Dr. R. Angermann (Berlin), H. Baagøe (Kopenhagen), Prof. H. Bohlken (Kiel), C. G. Coetzee (Windhoek), Dr. F. Dieterlen (Stuttgart), Dr. H. Felten und Mitarbeiter im Senckenberg-Museum (Frankfurt), Dr. W. Gewalt und Mitarbeiter am Zoo Duisburg, Dr. M. Gorgas (Köln), Dr. Th. Haltenorth (München), W. Hartwig (Bonn), Prof. H. Heim de Balsac (Paris), Dr. H. Hendrichs (Bielefeld), Prof. W. Herre (Kiel), Dr. E.-A. Juckwer (Steinheim), Dr. F. Krapp (Bonn), Prof. H.-J. Kuhn (Göttingen), Prof. E. Kullmann (Köln), Dr. W. Leuthold (Kenia), Dr. H. Möller (Erlangen), Prof. J. Niethammer (Bonn), Prof. Orthmann (Köln), Dr. H. Roer (Bonn), Prof. H. Schliemann (Hamburg), Dr. U. Schmidt (Bonn), Dr. Setzer (Washington), Prof. D. Starck (Frankfurt), K. Ullenbruch (Bonn). Besonderen Dank schulde ich Herrn Prof. E. von Lehmann für die Beschaffung von Material und taxonomische Beratung, Herrn Dr. W. Böhme für Material und Herstellung von Abgüssen im Kopenhagener Museum, Herrn P. van den Elzen für Material und die Anfertigung der englischen Übersetzung der Zusammenfassung und Herrn Dr. R. Hutterer für das Mitlesen der Korrekturen.

BESCHREIBUNG DER GAUMENFALTEN

MONOTREMATA

Bei beiden heute noch lebenden Familien der primitiven Kloakentiere finden wir Gaumenfalten ausgebildet. Jedoch sind, wie schon Retzius (1906) mit Recht betont, die Schnabeligel (*Tachyglossus* und *Zaglossus*) und das Schnabeltier (*Ornithorhynchus*) so einseitig spezialisiert, und dies besonders auch im Hinblick auf die Ernährungsweise, daß man wohl kaum erwarten kann, bei ihnen noch den reinen primären Typ des Gaumenfaltenmusters zu finden. Diese Erwartung wird durch die vorliegenden Untersuchungen bestätigt, und wir können bei den Monotremen von einem differenzierten Primärtyp sprechen.

Tachyglossidae

Tachyglossus aculeatus

Außer dem Gaumenfoto eines von mir untersuchten Alkoholpräparates (Abb. 1) liegt die ausgezeichnete Abbildung von Retzius (1906) vor. Beide stimmen weitgehend überein. Hinter der deutlich ausgeprägten und mit 2 seitlichen kleinen Anhängen versehenen Papilla palatina befinden sich zunächst 7 Querfalten, von denen die ersten 2 in der Mitte unterbrochen, die übrigen nur mehr oder weniger deutlich eingekerbt sind. Der obere



Abb. 1: *Tachyglossus aculeatus*

Rand der Falten ist nach hinten gerichtet und besonders bei den vorderen etwas gewellt; außerdem vergrößert sich nach hinten der Abstand der Falten voneinander und die Falten selbst nehmen einen etwas stärker konvex nach vorn gebogenen Verlauf. Im hinteren Teil des Gaumens schließen sich weitere 8 Leisten an, die aus einzelnen aneinander gereihten harten, nach hinten gerichteten Stachelpapillen gebildet sind und von denen in dem mir vorliegenden Präparat die ersten 3 wiederum einen konvex nach vorn gebogenen Verlauf nehmen, während die 5 hinteren sehr eng aufeinander folgen und mehr oder weniger quer den Gaumen durchziehen. Auf der von Retzius gegebenen Abbildung sind nicht 8, sondern 9 hintere Stachelleisten zu erkennen. Zu erwähnen ist, daß auch der hintere Teil der Zunge mit harten, in Reihen angeordneten „Zähnchen“ bedeckt ist, die den hinteren gezähnelten Gaumenleisten gegenüberstehen.

Die zahnlosen Schnabeligel sind als Insekten- und vor allem Ameisen- und Termiten-Fresser bekannt. Die Öffnung des schnabelartig ausgezogenen Mundes ist sehr klein. Die Nahrungstiere werden mit der lang ausstreckbaren und mit Speichel bedeckten Zunge eingesammelt und zum Munde geführt. Es dürfte wohl angenommen werden, daß an den mit der Kante nach hinten gerichteten vorderen Gaumenfalten die an der Zunge haftenden Insekten abgestreift werden und daß möglicherweise durch Aneinanderreiben der auf der hinteren Gaumen- und der hinteren Zungenpartie befindlichen gezähnelten Falten eine Zerkleinerung der Nahrung vorgenommen wird. Die entsprechenden Angaben Webers (1928) sind etwas widersprüchlich, wenn er einmal sagt: Die Nahrungstiere „werden durch die Zunge aufgenommen, durch die enge Mundöffnung in die Mundhöhle gebracht und ungekaut verschluckt“, und kurz darauf angibt: Die Zunge „trägt Hornzähnchen, die sich aus haarförmigen Papillen hervorgebildet haben. Durch Reiben gegen harte Querleisten am Gaumen (Gaumenleisten) helfen sie beim Zerkleinern der insectivoren Nahrung“ (II, p. 34).

Retzius hebt daneben als Aufgabe der Gaumenfalten auch das Festhalten der Nahrung hervor, wenn er schreibt: „Da die *Echidna* keine Zähne besitzt, hat man die Beschaffenheit des Gaumens als einen Ersatz derselben zu deuten versucht und glaubt daher, daß er in Verbindung mit dem hinteren verbreiterten und wie eine Scheuerbürste mit harten Fortsätzen versehenen Teil der vorne weichen schnabelförmigen Zunge zum Zerkleinern von verschiedenen Würmern und anderen Tieren bestehenden Speisen dient. Daß die Gaumenfalten hierbei auch zum Festhalten des Futters nützlich sein dürften, ist aus ihrer Form leicht einzusehen“ (p. 128).

Ornithorhynchidae

Ornithorhynchus anatinus

Für die Beschreibung liegt mir der Gaumenabguß eines Alkoholtieres vor; außerdem steht eine der Arbeit von Retzius beigefügte Abbildung zur Verfügung (Abb. 2).

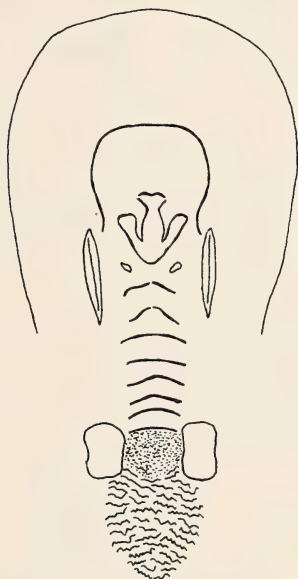


Abb. 2: *Ornithorhynchus anatinus*

Die auffallend große und geradezu ornamental ausgebildete Region der Papilla palatina mit den beiden seitlichen Öffnungen der zum Nasenraum führenden Canales naso-palatini füllt den vordersten Teil des Gaumens aus. Dahinter befinden sich bei dem mir vorliegenden Präparat 8 Falten, deren Abstand voneinander aboralwärts sich mehr und mehr verengt. Die beiden ersten Falten laufen in der Mitte spitz nach vorn zu und sind unterbrochen. Die 6 hinteren sind leicht nach vorn gebogen und verlaufen quer über den Gaumen. Bei dem von Retzius abgebildeten Gaumen ist der Verlauf der vorderen Falten etwas gestört, und es sind mehrere Teilstücke zu erkennen. In dem zwischen den Hornzähnen gelegenen Gaumenraum und weiter aboralwärts zeigt der Epithelbelag eine feine, aus einzelnen kleinen Papillen bestehende Querrunzelung, die offensichtlich mit der üblichen Gaumenfaltenbildung nichts zu tun hat.

Das an das Wasserleben angepaßte Schnabeltier nährt sich von Würmern, Wasserinsekten, Larven und Mollusken, die zwischen den Hornzähnen zerkaut und zerkleinert werden. Die Tatsache, daß das Gaumenfaltenmuster, wie oben gezeigt, gewisse Variationen aufweist und die Falten selbst niedrig und wenig markant ausgebildet sind, läßt darauf schließen, daß ihre Funktion beim Nahrungserwerb offenbar nur eine untergeordnete Rolle spielt.

MARSUPIALIA

In zwei Arbeiten behandelt Sonntag (1921 a, b) im Rahmen allgemein-anatomischer Untersuchungen kurz auch die Gaumenfalten bei Beuteltieren und gibt außer einigen Abbildungen die bei 19 Arten eruierte Anzahl der Falten in Tabellenform an, wobei er unterscheidet zwischen vollständig ausgebildeten (C = complete ridges) und unvollständigen (I = incomplete ridges), welch letztere als kurze Erhebungen in der Mitte des Gaumens verlaufen und nicht bis an dessen Rand heranreichen. Wie weit es sich hierbei um mitzuzählende Falten handelt, muß dahingestellt bleiben oder von Fall zu Fall geklärt werden. Einleitend seien hier die von Sonntag untersuchten Arten mit ihrer Gaumenfaltenzahl wiedergegeben, wobei die von Sonntag gewählte Nomenklatur und Einteilung in Polyprotodonte und Diprotodonte beibehalten wurde.

Polyprotodontia			Diprotodontia		
Name	Anzahl der Gaumenfalten		Name	Anzahl der Gaumenfalten	
	C	I		C	I
<i>Metachirus opossum</i>	8	0	<i>Phascolarctos cinereus</i>	9	0
<i>Philander laniger</i>	8	1	<i>Trichosurus vulpecula</i>	6	0
<i>Didelphys azarae</i>	9	1	<i>Pseudochirus peregrinus</i>	8	0
<i>Didelphys marsupialis</i>	9	1	<i>Petaurus sciureus</i>	8	0
<i>Marmosa elegans</i>	9	0	<i>Petaurus breviceps papuanus</i>	8	0
<i>Perameles obesula</i>	11	5	<i>Caenolestes obscurus</i>	9	5
<i>Dasyurus viverrinus</i>	8	3	<i>Aepyprymnus rufescens</i>	7	0
<i>Sarcophilus harrisi</i>	7	5	<i>Dendrolagus</i>	8	0
			<i>Macropus</i>	8	0
			<i>Onychogale lunata</i>	8	0
			<i>Phalanger orientalis</i>	9	0

In unserer folgenden Abhandlung der einzelnen Arten werden wir auf diese Zahlen zurückkommen.

Didelphidae

Die südamerikanischen Beuteltaschen gehören zu den ursprünglichsten Beuteltieren. Ihr Gaumenfaltenmuster ist sehr einfach und dürfte den primären Ausgangstyp darstellen oder ihm am nächsten stehen. Die Ernährungsweise ist omnivor, doch überwiegt die insectivore, bei größeren Arten auch die carnivore. Bei den meisten hier untersuchten bzw. im Schrifttum behandelten und für unsere Auswertung herangezogenen Arten und Gat-

tungen ist eine weitgehende Übereinstimmung im Gaumenfaltenmuster festzustellen.

Marmosa

Marmosa murina liegt mir aus eigener Zucht in 4 adulten Alkoholexemplaren und einer Anzahl von jungen Stücken vor (Abb. 3). Die Papillenregion nimmt den Raum zwischen den bogenförmig verlaufenden Incisiven ein. Die rundliche Papilla palatina selbst ist stets deutlich erkennbar. Von ihr ausgehende seitliche Ausläufer, die schräg nach hinten außen gerichtet sind, werden von mir nicht als Falten gezählt. Dasselbe gilt für die den Abschluß des knöchernen Gaumens überdeckende epitheliale Aufwölbung. Das deutlich ausgeprägte Gaumenfaltenmuster selbst ist, wie erwähnt, sehr einfach. Die Falten verlaufen im leichten konvex nach vorn gerichteten Bogen quer über den Gaumen; teilweise zeigen einige in der Mitte eine leichte Eindellung. Die erste Falte ist relativ kurz und erreicht nicht die seitliche Abgrenzung des Gaumens. Bei einigen Tieren sind zwischen den vorderen Falten in der Mittellinie kleine rundliche oder längliche Papillen eingelagert, die mit dem Faltenmuster nichts zu tun haben. Die Faltenzahl beträgt 8, jedoch zeigt ein Tier die Anlage einer kurzen 9. Falte.

Der Arbeit von Sonntag (1921 b) ist zu entnehmen, daß *M. elegans* 9 vollständig entwickelte Gaumenfalten besitzt. Da keine Zeichnung beigelegt ist, ist nicht zu entscheiden, ob der Autor die faltenartig schräg abwärts gerichteten seitlichen Anhängsel der Papilla palatina als Falte mitgerechnet hat.

Monodelphis sp.

Das mir vorliegende Exemplar zeigt ein mit *Marmosa* fast völlig übereinstimmendes Muster. Es sind 8 durchgehende Gaumenfalten vorhanden,

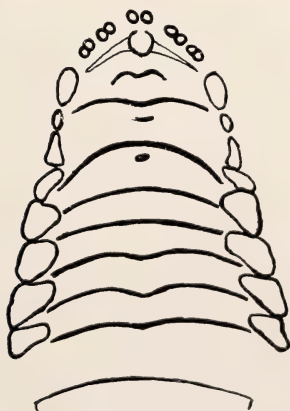


Abb. 3: *Marmosa murina*

von denen die vorderen leicht konvex nach vorn gebogen, die hinteren mehr horizontal verlaufen. Die erste Falte ist auch hier relativ kurz und erreicht nicht die seitliche Gaumenwand. Bemerkenswert ist, daß die Felder zwischen den vorderen 4 Falten wiederum mit zahlreichen kleinen papillenartigen, zum Teil zu Querreihen angeordneten Höckern bedeckt sind. Auf diese Erscheinung hat bereits Retzius bei anderen Marsupialiern hingewiesen.

Caluromys philander

Das gleiche Bild wie bei den vorhergehenden Arten bietet das Gaumenfaltenmuster von *C. philander*, von dem mir ein Präparat vorliegt. Besonders deutlich treten wieder zwischen den ersten 4 Falten die mit kleinen Papillen besetzten Felder in Erscheinung. Auch zwischen der ersten sehr kurzen Falte und dem bogenförmig verlaufenden Hinterrand der Papillenregion sind solche Kleinstpapillen zu erkennen. Zu erwähnen ist ferner, daß die letzten 3 Falten (6, 7 und 8) einen gezähnelten Rand besitzen.

Sonntag gibt für *C. laniger* (= *Philander laniger*) 8 komplette und eine inkomplette Falte an.

Metachirus opossum

Bei dem einen von mir untersuchten Exemplar, das wie die vorhergehenden 8 Gaumenfalten erkennen läßt, fällt der unterschiedliche Abstand zwischen einzelnen Falten auf. Während die 3 ersten leicht konvex nach vorn gebogen sind, verläuft die 4. horizontal, so daß der Abstand zwischen ihr und der 3. Falte relativ groß ist. Die 4 letzten Falten sind wieder konvex nach vorn gebogen.

Didelphis

Sonntag (1921 b) gibt in seiner Tabelle für *D. marsupialis* und *D. azarae* (= *paraguayensis*) 9 komplette Falten und eine inkomplette, d. h. als kurzen, nicht bis zu den seitlichen Gaumenrändern reichenden Bogen an. Eine von F. E. Schulze (1916) seiner die Erhebungen der Lippen- und Wangenschleimhaut behandelnden Arbeit beigefügte Abbildung von *D. marsupialis* läßt 9 gut ausgebildete Gaumenfalten erkennen. Diese Zahl stimmt mit meinen Untersuchungen bei einem erwachsenen Exemplar (♀) und einem Beuteljungen von *D. paraguayensis* überein. Bei letzterem ist hervorzuheben, daß in Anpassung an die feste Verbindung mit der mütterlichen Zitze der Gaumen eine von 2 longitudinalen Wällen umgebene mediane Ausbuchtung oder Rinne zeigt, in der die Gaumenfalten nur wenig hervortreten. Das gleiche erwähnt Retzius bei einem von ihm untersuchten Beuteljungen von *Didelphis* und *Dasyurus*. Da auch die von ihm beigefügten Gaumenabbildungen mindestens 9 Gaumenfalten erkennen lassen, dürfte diese Zahl für *Didelphis* typisch sein.

Chironectes minimus

Ein untersuchtes adultes Exemplar des Schwimmbeutlers läßt sehr klar 8 markant ausgebildete und mit scharfer oberer Kante versehene Falten erkennen, wobei die erste Falte wiederum nur kurz ist (Abb. 4). Das Präparat zeigt außerdem sehr gut die von kleinsten Papillen oder Höckerchen besetzten Felder zwischen den vorderen Falten.

Zusammenfassend ergeben die Untersuchungen, daß bei den hier behandelten Didelphiden 8 bis 9 Gaumenfalten ausgebildet sind.

Caenolestidae

Caenolestes

Ein zur Verfügung stehender Rohschädel von *Caenolestes fuliginosus* läßt folgendes Gaumenfaltenmuster erkennen (Abb. 5): Hinter der sich nicht sehr



Abb. 4 (links): *Chironectes minimus*



Abb. 5 (rechts): *Caenolestes fuliginosus*

deutlich abhebenden Region der Papilla palatina, die von den je 4 Incisiven eingerahmt wird, setzt etwa am Hinterrand des Caninus die erste Falte als steil nach vorn gerichtete Kurve an. Die 2., etwas flacher ansteigende Falte geht von der Höhe des 2. Prämolaren ab. Es folgen 6 mehr horizontal verlaufende Falten, von denen die hinteren eine gewellte Oberkante haben. Die zwischen den ersten 5 Falten liegenden aneinander gereihten papillenartigen Erhebungen möchte ich aufgrund des mir vorliegenden Trockenpräparates nicht als echte Falten ansehen, womit sich die Faltenzahl auf 8 begrenzen würde.

Zum Vergleich habe ich in der Literatur nur die Arbeit von Osgood (1921) mit der Beschreibung und Abbildung von *Caenolestes obscurus* gefunden, die insofern etwas von meinem Befund abweicht, als die bei meinem Exemplar bogenförmig verlaufende 2. Falte durch 2 kurze Querfalten ersetzt zu sein scheint. Außerdem unterscheidet Osgood inkomplette Falten, die ich selbst nur als papillenartige Erhebungen ansehe und nicht mitzähle. Ich lasse hier die Beschreibung von Osgood, auf die sich auch die späteren Angaben von Sonntag (1921 b) beziehen, folgen: „The hard palate has numerous transverse ridges. Including the one at the posterior edge of the palate, there are nine of these ridges that extend completely across the palate and five which do not but merely reach to varying points on either side of the median line. The ridge between the last molars has eight to ten forwardly directed protuberances giving it a somewhat serrate appearance. The ridge between or just behind the canines projects forward in a sharp angle. Of the incomplete ridges, the hindmost is scarcely more than a rounded papule, the next one is posteriorly angled, two others are straight and another has its ends directed backwards. This is the condition found in a male specimen. A female shows a similar but not identical arrangement, two of the short ridges being absent and one of the long ones, that between the third molars, being interrupted in the middle“ (p. 69—70). Daraus ist schon ersichtlich, daß besonders bezüglich der zwischengelagerten, von mir nicht mitgezählten Papillen oder Faltenstückchen eine gewisse Variation auftreten dürfte. Außerdem ist bei der Deutung des jeweiligen Gaumenfaltenmusters und Bewertung der Falten ein gewisser Spielraum gegeben. Immerhin dürfte die Anzahl der echten Falten 8 bis 9 betragen. Die Möglichkeit oder die Tendenz des Auftretens von zusätzlichen kurzen Falten könnte gegeben sein. Die *Caenolestiden* sind sehr lang- und spitzmäulige Tiere, wodurch vielleicht eine Vermehrung der Faltenzahl erklärlich wäre.

Die *Oposummäuse*, wie die *Caenolestiden* auch genannt werden, gehören zweifellos sehr primitiven, ja vielleicht den urtümlichsten Beuteltieren überhaupt an. Sie haben offenbar eine insectivore Lebensweise und dürften hierin den kleinen *Didelphiden* entsprechen.

Dasyuridae

In Ermangelung von eigenem Material muß ich mich auf die auch durch Abbildungen illustrierten Literaturangaben beschränken. Wie bei den bisher behandelten Beutlern ist auch bei den eine insectivore oder — bei größeren Arten — carnivore Lebensweise führenden Raubbeutlern das Gaumenfaltenmuster wiederum sehr einfach.

Dasyurus quoll

Bei der von Retzius gegebenen Abbildung handelt es sich um ein Beuteltjunges, bei dem zwar die Falten schon eine deutliche Ausbildung zeigen,

jedoch der Gaumen eine sehr ausgeprägte mediane Auswölbung in Anpassung an das feste Haften an der mütterlichen Zitze zeigt, so daß, wie Retzius (p. 129) schreibt, „die Leisten [Gaumenfalten] hier über die Wälle herum starke Biegungen machen müssen, um dann an den Seiten nach hinten zu verlaufen“.

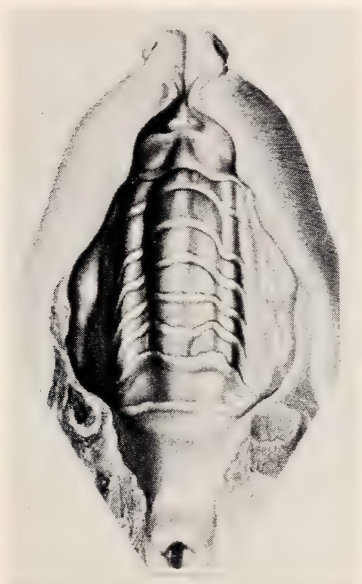


Abb. 6: *Dasyurus quoll* (aus Retzius)

Auf der von Retzius gegebenen Abbildung (Abb. 6) ist die relativ große und mit einem faltenartigen Bogen abschließende Region der Papilla palatina gut entwickelt. Es sind 8 gut ausgebildete Querfalten zu erkennen, sofern es sich bei der letzten um eine echte Falte und nicht um die Abschlußwölbung des harten Gaumens handelt. Die vorderen 4 Falten sind mit ihrer oberen schmalen Kante nach hinten, diejenigen der hinteren Falten mehr nach vorn gerichtet.

Die Zahl der Gaumenfalten wird von Sonntag (1921 b) mit 8 kompletten und 3 inkompletten Falten angegeben. Offenbar können also kleine Zwischenfalten auftreten, bei denen dahingestellt bleiben muß, ob sie als normale echte Falten oder papillenartige Bildungen zu werten sind.

Sarcophilus harrisi

Die Papilla palatina ist als kleine, bis zwischen die vorderen I reichende Erhebung zu erkennen. Eine Vorstellung der Fältelung des Gaumendaches gibt die von Sonntag (1921 b) seiner Arbeit beigegebene Abbildung. Es handelt sich um ein junges Exemplar, bei dem die Zahnreihen noch nicht voll entwickelt sind. Sonntag selbst gibt die Faltenzahl in seiner Tabelle mit

7 kompletten und 5 inkompletten an. Ich selbst möchte jedoch die ersten 3 papillenartigen in der Medianlinie befindlichen Erhebungen kaum als Falten ansehen. Die beiden hinteren inkompletten können vielleicht als zusätzliche Falten gedeutet werden. Ob die zwischen 5. und 6. und hinter der 7. Falte eingezeichnete kurze mediane Fältelung als echte Falte zu werten ist, muß dahingestellt bleiben. Bei Berücksichtigung dieser Auslegung dürfte beim Beutelteufel die Faltenzahl zwischen 7 und 9 liegen.

Myrmecobiidae

Myrmecobius fasciatus

Ein mir vorliegendes adultes Exemplar zeigt das in Abb. 7 wiedergegebene Faltenmuster. Es besitzt eine relativ hohe Zahl von Gaumenfalten, wobei man — wenn man schon mit Sonntag von kompletten und inkompletten Falten sprechen will — 10 nach beiden Seiten durchgehende und 4 auf die mittlere Partie des Gaumenfeldes sich beschränkende Falten unterscheiden kann. *Myrmecobius* gehört zu den Arten mit einem schlanken Kopf und einer langen, spitz auslaufenden Schnauze, worauf vielleicht die hohe Faltenzahl zurückgeführt werden könnte. Diese einseitig stark spezialisierte Art ist besonders Ameisen- und Termitenfresser mit lang vorstreckbarer Zunge und schwachen, rückgebildeten Zähnen.

Notoryctidae

Notoryctes typhlops

Das von mir untersuchte Exemplar zeichnet sich durch klaren Gaumenfaltenverlauf aus (Abb. 8). Unmittelbar hinter der Region der Papilla pala-



Abb. 7: *Myrmecobius fasciatus*

tina und die Papille selbst berührend, liegt die erste etwa in Höhe des kleinen Caninus ansetzende und stark konvex nach vorn gebogene Falte. Die 2. Falte nimmt einen ähnlichen Verlauf. Dahinter liegen noch 4 Falten, von denen die ersten beiden in der Mitte nach hinten eingeknickt, die beiden letzten in der Mitte getrennt sind, so daß hier eine kleine Furche entsteht. Die Abhandlung eines weiteren Exemplares von *Notoryctes typhlops* finde ich in einer Arbeit von F. E. Schulze (1916), in der er, ohne näher darauf einzugehen, auch die Gaumenfalten abgebildet hat. Trotz der nicht ganz leicht zu definierenden Faltenzahl sind doch mindestens 7 Falten zu erkennen, die sämtlich konvex nach vorn gebogen sind, und zwar die vorderen mehr, die hinteren weniger.

Die geringe Zahl von nur 6 bis 7 Gaumenfalten könnte im Zusammenhang mit der starken Verkürzung des Kopfes stehen (ebenso wie bei der vorhergehenden Art die Gaumenfaltenvermehrung mit der starken Streckung und Zuspitzung des Gesichtsschädels zusammenhängen könnte). Solche Erklärungen bleiben jedoch nur hypothetisch, und wir werden noch andere Beispiele kennenlernen, bei denen es trotz starker Streckung des Gesichtsschädels nicht zu einer Vermehrung der Gaumenfaltenzahl gekommen ist. *Notoryctes* hat sich an eine unterirdische und grabende Lebensweise angepaßt. Er ernährt sich, wie unsere *Talpa*, von Insektenlarven und Würmern.

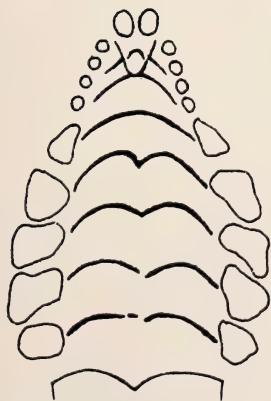


Abb. 8: *Notoryctes typhlops*

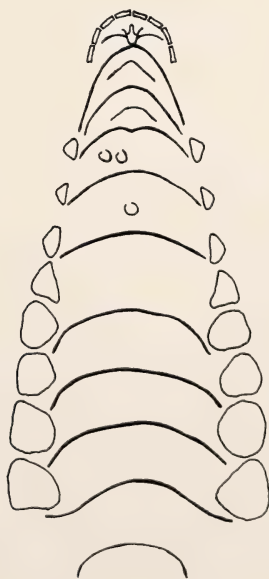


Abb. 9: *Perameles doregana*

Peramelidae

Perameles

Einen Vertreter der Beuteldachse, *Perameles obscura*, hatte bereits Sonntag untersucht und eine sehr hohe Zahl von Gaumenfalten angegeben. Er unterscheidet 11 komplette und 5 inkomplette Falten, wobei er möglicherweise die Aufwölbung des hinteren Abschlusses des knöchernen Gaumens, die durch eine entsprechende Knochenaufwölbung verursacht ist, und vielleicht auch den faltenförmigen Abschlußrand der Papillenregion mitgezählt hat.

Ein mir vorliegendes Exemplar von *Perameles doregana* läßt (Abb. 9) 9 nahezu gleichmäßig über den Gaumen verteilte durchgehende Falten erkennen, die zunächst stärker, aboralwärts zunehmend schwächer nach vorn konvex gebogen sind. Zwischen den ersten 3 Falten liegen 2 ebenfalls gekrümmte kurze papillöse Bögen, die als Zwischenfalte gedeutet werden könnten und von Sonntag als inkomplette Falten angesehen wurden. In den nächsten 2 Zwischenfeldern befinden sich einzelne rundliche Papillen, die ich nicht als Falten werte. Wir können also von 9 gut und scharf ausgeprägten durchgehenden und allenfalls von 2 inkompletten Falten sprechen. Immerhin bedeutet dies eine Faltenvermehrung z. B. gegenüber den Didelphiden, und entspricht der höheren Faltenzahl der Caenolestiden und Myrmecobiiden, wobei zu erwähnen ist, daß es sich auch bei *Perameles* wieder um Arten mit ausgesprochen langer, spitz auslaufender Schnauze handelt.

Die Beuteldachse haben eine insectivore und carnivore Lebensweise und suchen ihre Nahrung im und am Boden, den sie mit ihrer spitzen Schnauze durchwühlen. Daneben werden auch pflanzliche Stoffe aufgenommen.

Phalangeridae

Die Angehörigen der sehr formenreichen Familie der Phalangeriden sind vorwiegend Pflanzenfresser. Ihr Gaumenfaltenmuster ist wie bei den bisher behandelten Beutlern jedoch sehr einfach und primär geblieben.

Phalanger

Drei mir vorliegende Exemplare des Tüpfel-Kuskus, *Ph. maculatus*, haben einen sehr übereinstimmenden Faltenverlauf (Abb. 10). Sie lassen — in Übereinstimmung mit den Angaben von Sonntag (1921 b) — 8 durchgehende Falten erkennen, von denen die ersten 3 stärker konvex nach vorn gebogen sind und weiter auseinander stehen, während die hinteren nur im flachen Bogen verlaufen — teilweise in der Mitte leicht nach hinten eingeknickt — und der Abstand zwischen ihnen geringer ist. Zwischen den 3 ersten Falten befindet sich je eine knopfförmige Erhebung, und ferner sind die Zwischenfelder mit zahlreichen kleinen, z. T. in Reihen stehenden Papillen besetzt.



Abb. 10: *Phalanger maculatus*

Für *Ph. orientalis* gibt Sonntag 9 komplette und keine inkompletten Falten an.

Trichosurus vulpecula

Die von Sonntag und Retzius (= *Phalangista vulpina*) gegebenen Abbildungen des Gaumens lassen übereinstimmend 8 durchgehende Falten erkennen. Auch hier nimmt ihre konvexe Krümmung von vorn nach hinten ab, so daß die letzten 3 mehr oder weniger horizontal verlaufen. Ferner ist der Abstand zwischen den vorderen 4 größer als zwischen den hinteren. Kurze inkomplette Falten sind nicht vorhanden. Offenbar hat Sonntag in seiner tabellarischen Übersicht über die Gaumenfaltenzahl irrtümlich die Zahl der kompletten Falten mit 6 und der inkompletten mit 0 angegeben.

Petaurus

Für beide Arten, *sciureus* und *breviceps papuanus*, gibt Sonntag 8 komplette Falten ohne zusätzliche inkomplette an.

Pseudochirus peregrinus

Auf der von Sonntag gegebenen Abbildung sind 7 durchgehende, vorn stark konvex gebogene Falten zu erkennen. Die von dem Autor mit 8 angegebene Zahl kommt zweifellos dadurch zustande, daß wieder der bogenförmige Abschluß der Papillenregion mitgezählt wurde.

Phascolarctos cinereus

Der von Sonntag abgebildete Gaumen zeigt infolge Verwachsung der rechten Schenkel der 2. und 3. Falte ein etwas unsymmetrisches Muster. Ab-

gesehen von dieser kleinen individuellen Unregelmäßigkeit kann man in Übereinstimmung mit Sonntag von 9 kompletten Falten sprechen, von denen jedoch die 4 letzten in der Mitte eine kurze Unterbrechung zeigen. Besonders bemerkenswert ist, daß alle Falten, auch die vorderen, mehr oder weniger horizontal verlaufen, was vielleicht in ursächlichem Zusammenhang mit der Breitschnäuzigkeit der Art stehen könnte.

Phascolomyidae

Phascolomys ursinus

Nach einer von Herrn Prof. von Lehmann freundlicherweise angefertigten Zeichnung des Gaumens eines im Museum National d'Histoire Naturelle (Laboratoire d'Anatomie Comparée), Paris, befindlichen Exemplares sind 9 Falten vorhanden, von denen die 3 ersten als starke Wülste ausgebildet sind, die dahinterliegenden jedoch nur als schwächere Falten in Erscheinung treten. Von ihnen ist die erste (4.) Falte konkav, die übrigen konvex nach vorn gebogen.

Wombats haben eine rein herbivore Ernährungsweise, worauf allein schon das typische Nagergebiß hinweist.

Macropodidae

Die zur Familie der Känguruhs gehörenden, hier behandelten Arten sind sämtlich Pflanzenfresser und zeigen ebenfalls das primäre Faltenmuster. Jedoch sind die in der Literatur vorliegenden Beschreibungen und Abbildungen (Schulze, Retzius, Sonntag) im einzelnen nicht immer klar zu deuten. Zu betonen ist, daß bei allen die Zwischenfelder zwischen den ersten 4 bis 5 Falten dicht mit feinen winzigen Papillen bedeckt sind, wie wir sie bereits bei einigen anderen Marsupialiern erwähnt haben.

Lagorchestes conspicillatus

Die mir in einem adulten weiblichen und einem jungen männlichen Exemplar vorliegende Art weist 8 Gaumenfalten auf. Hinter der im Gebiet der bogenförmig angeordneten Incisiven gelegenen Region der Papilla palatina (mit 2 schräg nach hinten gerichteten Ausläufern) liegt eine horizontal gestellte derbe Falte. Der Diastema-Raum wird von 2 mehr oder weniger stark konvex nach vorn verlaufenden Falten eingenommen. Zwischen den Backenzähnen liegen noch 5 Falten, von denen die beiden ersten horizontal, die beiden letzten einen nach vorn gerichteten stumpfen Winkel bilden.

Petrogale penicillata

Die von Retzius gegebene Abbildung läßt 2 scharf ausgeprägte, nach vorn konvex verlaufende, im Gebiet des Diastema liegende Falten erkennen. Davor befinden sich an den Gaumenseiten recht und links kurze Auf-

faltungen und getrennt von ihnen und etwas oralwärts gelegen ein medianer Wulst. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um eine nicht durchgehend ausgebildete vorderste Falte. Zwischen den Backenzähnen sind 5 horizontale Falten zu erkennen. Sofern die gegebene Deutung für die erste Falte zutrifft, würde die Gaumenfaltenzahl ebenfalls 8 betragen.

Onychogalea lunata

Auch für diese Art gibt Retzius ein Foto des Gaumenfaltensystems, das dem von *Petrogale* auffallend ähnelt. Auch hier dürfen wir daher 8 Falten annehmen.

Thylogale brunii

Unmittelbar hinter den vorderen Incisiven befindet sich eine mit 2 seitlichen Ausläufern abschließende Verdickung. Es folgt eine zentral gelegene kleine Papilla, von der etwas abgesetzt 2 faltenartige in der Mitte sich berührende Erhebungen nach den Seiten verlaufen. Sofern man diese letzteren Gebilde als Falte ansieht, hätten wir wieder 3 das Diastema ausfüllende und etwas weiter voneinander entfernt stehende und 5 intermolare Falten. Der hintere Abschlußbogen des harten Gaumens wird nicht als Falte mitgezählt (Abb. 11).



Abb. 11: *Thylogale brunii*

Wallabia sp.

Ein mir vorliegendes Exemplar läßt deutlich 8 Falten erkennen, von denen die stärker konvex nach vorn gebogenen ersten beiden im Diastemaraum liegen.

Macropus

Sonntag gibt für *Macropus* („all species“) 8 durchgehende Falten an. Diese Zahl dürfte auch für die von Schulze (1916) und Retzius untersuchten und abgebildeten Gattungsvertreter zutreffen, wobei allerdings wieder die erste Falte schwer zu deuten ist oder nur seitlich angelegt zu sein scheint. In jedem Fall dürften 5 intermorale Falten vorhanden sein. Die von Sonntag gegebene Zeichnung des Gaumens eines Beuteljungen von *Macropus benetti* zeigt deutlich die Anlage von 3 stark nach vorn gebogenen vorderen und 5 hinteren Falten.

Dendrolagus ursinus

Es liegt mir ein jüngerer Exemplar dieser Art vor. Das Gaumenfaltenmuster mit 8 Falten entspricht in der Aufteilung etwa dem von *Lagorchestes conspicillatus*.

Bettongia cuniculus

Das Bürstenkänguruh von Tasmanien läßt auf der von Retzius gegebenen Zeichnung 9 Gaumenfalten erkennen. Die ersten 3 sind sehr markant und nach vorn konvex gebogen, die 6 aboralwärts gelegenen haben einen horizontalen Verlauf.

Aepyprymnus rufescens

Für das Rattenkänguruh gibt Sonntag das Vorkommen von nur 7 kompletten Falten an.

Zusammenfassend können wir feststellen, daß alle untersuchten Beutler den einfachen, primären Typ des Gaumenfaltenmusters zeigen. Nur die Zahl der Falten schwankt zwischen 7—9. Nur *Notoryctes* hat 6 Falten. Vertreter mit langem Gesichtsschädel können zusätzliche Falten haben. Eine Anpassung an unterschiedliche Ernährung ist nicht zu erkennen.

INSECTIVORA

Ohne die von Thenius (1972) befürwortete Aufteilung der bisherigen Insectivoren in 3 Ordnungen, Zalambdodonta, Insectivora und Macroscelidea, ablehnen zu wollen, bringe ich hier lediglich die einzelnen Familien und verzichte auch auf die Einteilung in Überfamilien. Alle hier aufgeführten Gruppen haben wie die Marsupialier ein sehr einfaches, dem Primärtyp

zuzurechnendes Gaumenfaltenmuster, wobei es allerdings durch mediane Unterbrechung mancher Falten zu Differenzierungen kommen kann.

Die Insectivoren haben, wie ihr Name sagt, eine hauptsächlich insectivore oder ganz allgemein animalische Ernährungsweise, nur gelegentlich wird zusätzlich Pflanzenkost aufgenommen.

Tenrecidae

Die in ihrer Verbreitung auf Madagaskar beschränkten Tenreciden gehören zweifellos zu den ursprünglichsten Höheren Säugetieren, die der gemeinsamen Ahnengruppe am nächsten stehen. Sie zeigen den Primärtyp des Gaumenfaltenmusters sehr deutlich.

Tenrec ecaudatus

Zwei vorliegende Alkoholexemplare und die von Retzius gegebene Zeichnung stimmen in dem sehr profiliert hervortretenden Gaumenfaltenmuster überein (Abb. 12).

Fraglich könnte bleiben, ob die zwei an die rundliche, deutlich ausgeprägte Papilla palatina unmittelbar anstoßenden, sich berührenden, seitlich schräg nach hinten verlaufenden Leisten als echte und damit erste Falte, wie es zunächst den Anschein hat, zu werten sind. Wie bereits erwähnt, treten ähnliche, aber mit Sicherheit nicht als Falten anzusehende Gebilde oft auf. Auch die anschließend behandelten Verwandten von *Tenrec* lassen solche Bildungen in der Papillenregion vermuten. Die bei Retzius wiedergegebene Zeichnung zeigt klar die enge Verbindung dieser seitlichen faltenartigen Erhebungen mit der Papilla palatina, so daß ich nicht von einer Falte sprechen möchte. Retzius hat diese Bildungen mit folgenden Worten beschrieben: „Zu beiden Seiten der Papille liegt je ein dreiarziger Wall, dessen mittlere Arme sich hinter der Papilla begegnen, während die beiden anderen nach vorn und hinten auslaufen“ (p. 146).

Es wären somit in Übereinstimmung mit Retzius 8 von Zahnreihe zu Zahnreihe gehende echte Falten zu zählen, deren Kamm besonders bei den vorderen scharf ausgebildet und nach hinten gerichtet ist. Sie verlaufen konvex nach vorn gebogen, wobei von vorn nach hinten die Biegung flacher wird und bei den 3 hintersten Falten in der Mittellinie eine leichte Einknickung nach hinten erkennbar ist. Der harte Gaumen endet mit einer flachen Aufwölbung. Bemerkenswert und auch auf der Zeichnung von Retzius zu erkennen ist die Erscheinung, daß zwischen der 2. und 3. Falte eine kurze Zwischenfalte eingelagert ist und ferner zwischen sämtlichen Falten kleine Papillenerhebungen, z. T. in parallel zu den Falten verlaufenden Reihen angeordnet sind. Zwischen 1. und 2. und 3. und 4. Falte sind einige dieser Papillen etwas größer. Man könnte daher vermuten — und es hat geradezu den Anschein — daß sich aus solchen Reihen von Kleinstpapillen Zwischenfalten entwickeln.

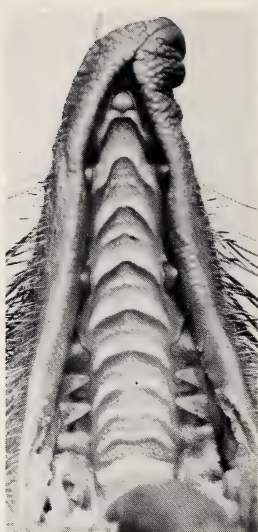


Abb. 12: *Tenrec ecaudatus*

Der Tanrek hat einen besonders langen und spitz verlaufenden Gesichtsschädel, wodurch die Tendenz zur Bildung von zusätzlichen Falten zu erklären wäre.

Borstenigel sind Bodenbewohner und nähren sich von Würmern, Schnecken, Insekten und anderen Gliedertieren, die sie mit der Nase aufspüren und mit den Krallen der Vorderfüße aus dem Boden scharren.

Hemicentetes semispinosus

Zur Untersuchung standen 2 frische Alkoholexemplare zur Verfügung. Bei beiden ist die rundliche Papilla palatina mit jeweils 2 seitlich nach hinten gerichteten Anhängseln versehen, die nicht als Falte gezählt werden. In Höhe des Caninus und des ersten Prämolaren erheben sich 2 stark oralwärts gebogene Falten, denen aboralwärts 5 leichter konvex gewölbte, z. T. in der Mitte ein wenig nach hinten eingeknickte Falten folgen. Bei einem Exemplar sind von den zwei ersten Falten nur die beiden seitlichen Schenkel deutlich ausgebildet; die sie verbindende Mittellinie dagegen ist nur als ganz schwache Erhebung angedeutet. Im übrigen ist bei beiden Stücken das Muster gleich, und die Anzahl der Falten beträgt 7 (Abb. 13).

Oryzorictes tetradactylus

Ein zur Verfügung stehender Trockenschädel eines Reistanreks läßt nach Einweichung des Gaumens das Faltenmuster deutlich erkennen. Auch hier ist die Papilla palatina mit 2 seitlichen Fortsätzen versehen. Die Falten sind sämtlich durchgehend, die erste stark nach vorn gewinkelt, die hinteren da-

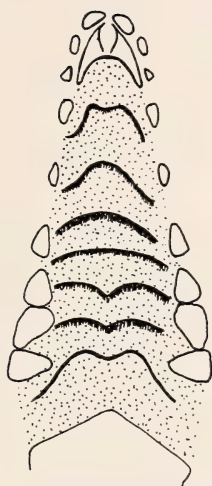


Abb. 13: *Hemicentetes semispinosus*

gegen zunehmend in flacherem konvexen Bogen verlaufend. Die Zahl beträgt wiederum 7.

Als Nahrung des Reistanreks werden Wirbellose und Kleinwirbeltiere, zum Teil aber auch pflanzliche Stoffe angegeben (Grzimek).

Limnogale mergulus

Zwei vorliegende Trockenpräparate lassen die vorderen Partien des Gaumens nur unklar erkennen. Jedoch dürfte die wie eine erste Falte erscheinende Erhebung mit den seitlichen Anhängen zum Papillarbereich gehören. Es sind 7 durchgehende, schwach konvex nach vorn gebogene Falten vorhanden. Außerdem findet sich bei einem Tier hinter der letzten Falte in Höhe des letzten Molaren je ein seitlich angelegter Faltenschenkel, was auf die bestehende Tendenz zur Bildung einer weiteren, 8. Falte deuten könnte.

Der Wassertanrek lebt, wie sein Name sagt, in feuchten Gebieten. Er jagt vor allem im Wasser, und zwar kleine Fische, Frösche, Krebse und Insekten.

Potamogalidae

Potamogale velox

Ein mir vorliegendes adultes Exemplar zeigt 7 durchgehende Falten, von denen die ersten 4 stark konvex nach vorn gebogen sind, die letzten 3 jedoch in der Mitte eine leichte Eindellung nach hinten erkennen lassen.

Micropotamogale lamottei

Bei einem jungen Exemplar, dem noch der letzte Molar fehlt, sind 6 deutliche Falten zu erkennen, von denen nur die 2 ersten völlig durchgehen, die

hinteren jedoch in der Mitte eine Umbiegung nach hinten und eine schwache Unterbrechung zeigen. Wahrscheinlich ist eine vor dem Abschluß des knöchernen Gaumens liegende kurze Auffaltung als etwas reduzierte 7. Falte zu werten.

Chrysochloridae

Chrysochloris asiatica

Für die Untersuchungen standen der Abguß eines Gaumens und 3 Alkoholpräparate zur Verfügung, die fast das gleiche Muster zeigen (Abb. 14). Die sehr deutlich ausgeprägte Papillarregion besteht aus der großen zentralen Papilla palatina; davor liegen 2 kleine rundliche Papillen, und seitlich setzt je eine weitere kleine Papille als rundliche Erhebung an. Die ersten 3 Gaumenfalten sind durchgehend, die nächsten beiden in der Mitte geteilt, jedoch stoßen die beiden Schenkel zusammen. Hinter diesen 5 Falten ist eine nur schwach angedeutete seitliche Erhebung zu erkennen, die als reduzierte 6. Falte angesehen werden kann. Möglicherweise ist im Anschluß daran noch eine undeutlich erkennbare Fältelung als Rest einer 7. Falte anzusehen. Wir finden also eine deutliche Tendenz zur Rückbildung der hinteren Falten, die mit der starken Verkürzung des Gesichtsschädels zusammenhängen könnte.



Abb. 14: *Chrysochloris asiatica*

Amblysomus hottentotus

Von den 7 vorhandenen Falten sind die 5 ersten durchgehend, die 6. ist nur durch 2 kleine zur Mitte hin gelegene Faltenstückchen angedeutet, und die 7. ist wieder gut ausgebildet, jedoch in der Mitte unterbrochen.

Die Goldmulle führen bekanntlich, ähnlich wie unser Maulwurf, eine unterirdische Lebensweise.

Solenodontidae

Solenodon paradoxus

Das eine mir zur Verfügung stehende Exemplar läßt unmittelbar hinter den 1. Incisiven eine als Papilla palatina zu deutende Erhebung erkennen. In einem größeren Abstand folgen, enger beieinanderstehend, 2 in der Mitte geteilte Falten. Die übrigen 6 Falten sind durchgehend, die hinteren in der Mitte etwas aboralwärts eingeknickt, im übrigen aber gleichmäßig über den Gaumen verteilt (Abb. 15). Insgesamt können wir also 8 Gaumenfalten feststellen, keine sehr hohe Zahl in Anbetracht der lang ausgezogenen Schnauzenpartie, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, daß diese Länge nicht zuletzt durch eine stark gestreckte Nasenpartie zustande kommt.

Die Schlitzrüssler müssen als seit langem isolierte, sehr einseitig spezialisierte Familie angesehen werden. Ihre Nahrung besteht hauptsächlich aus Insekten und anderem Kleingetier.

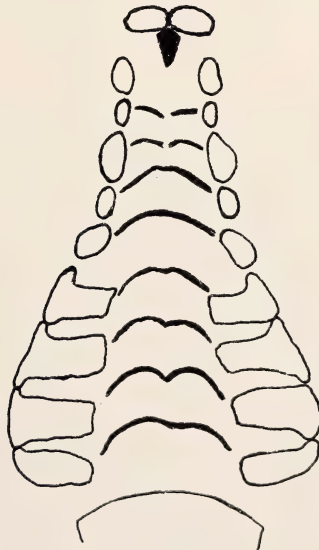


Abb. 15: *Solenodon paradoxus*

Erinaceidae

Podogymnura truei

Hinter der wenig deutlich erkennbaren Region der Papilla palatina zeigt der nach einem Alkoholpräparat eines Jungtieres gemachte Gaumen-

abdruck 9 gut ausgebildete, den ganzen Raum des harten Gaumens ausfüllende Falten. Sie verlaufen nach vorn konvex gebogen; nur die 5. und 6. Falte zeigen in der Mitte eine leichte konkave Einbuchtung. Die lang- und spitzschnäuzigen Haar- oder Rattenigel nähren sich ähnlich wie unser heimischer Igel hauptsächlich von Insekten, Würmern und kleineren Wirbeltieren.

Erinaceus europaeus

In der von Retzius gegebenen Beschreibung des Gaumens des *Erinaceus europaeus* tritt wieder die etwas problematische Frage zutage, welche Aufwölbungen als „echte“ Falten zu zählen sind.

Retzius führt dazu aus, daß sich hinter der länglich ausgestreckten Papilla palatina ein dreieckiger Wulst befindet, „in dessen Mediallinie oft eine Furche vorkommt, welche ihn in zwei Seitenarme teilt. Dieser Wulst ist entweder als ein hinterer Randteil der Papillarregion oder als die oberste Leiste zu bezeichnen; in der Tat ähnelt er den Gaumenleisten. Dahinter folgen die eigentlichen, ausgebildeten Leisten, von denen man konstant 8, und wenn man die Schlußleiste des harten Gaumens auch mitzählt, 9 findet“ (p. 147).

Wie schon früher begründet, wollen wir weder den bogenartigen Abschluß der Papillarregion noch die lediglich durch die Aufbiegung des



Abb. 16: *Erinaceus europaeus*

darunter liegenden Knochenrandes erzeugte Abschlußkante als echte Gaumenfalten mitzählen. So würden wir demnach die Faltenzahl der 6 von Retzius untersuchten Exemplare mit 8 bezeichnen. Diese Zahl entspricht auch meinen eigenen Feststellungen bei 2 frischtoten Igel, bei denen im übrigen die gleichen Bildungen in der Papillenregion auftreten und ebenfalls auch die Abschlußwölbung der Gaumenplatte zu sehen ist. Erwähnt sei, daß Linton (1905) von 9 Falten beim Igel spricht, was darauf deuten läßt, daß er eine der beiden erwähnten Aufwölbungen als Falten mitgezählt hat.

Den Verlauf der Falten zeigt Abb. 16. Es sei noch speziell darauf hingewiesen, daß eine flache vertikale Mittelraphe zu erkennen ist. Die Falten, die sich an diese Mittellinie lehnen, werden dadurch gewissermaßen in jeweils einen rechten und einen linken Schenkel geteilt.

Hemiechinus auritus

Auch bei dem einen mir vorliegenden Exemplar eines Ohrenigels sind bei gleicher Beurteilung 8 Gaumenfalten vorhanden, von denen die ersten 3 ungeteilt sind. Die 1. und 3. verlaufen nach vorn leicht konvex, die 2. dagegen ist im medianen Bereich etwas konkav eingebogen. Die bei *Erinaceus* sehr deutlich ausgeprägte Raphe ist bei dem Exemplar von *H. auritus* nur schwach entwickelt, so daß die 5 hinteren Falten in der Mittellinie sich nicht oder doch kaum berühren.

Soricidae

Bei den Spitzmäusen ist der Gesichtsschädel besonders verlängert und verschmälert, so daß der vordere Teil des Gaumens zwischen den hintereinanderstehenden Incisiven, den Caninen und den vorderen Prämolaren — soweit vorhanden — sehr schmal ist. Demzufolge ist auch der Raum für die Papillarregion sehr stark eingeengt und die sich gewöhnlich an die Papilla palatina anlehnenen rundlichen oder länglichen Aufwölbungen, wie wir sie bisher schon kennengelernt haben, stehen nicht seitlich, sondern sind nach hinten verlagert. Dies bringt mit sich, daß bisweilen nicht klar zu entscheiden ist, welche Erhebungen im vorderen verengten Teil des Gaumens schon als — bisweilen in der Mitte geteilte — kurze Falten oder noch als zur Papillenregion gehörende Höcker anzusehen sind. Ähnliche Zweifel hat Retzius, wenn er über *Sorex vulgaris* (= *Sorex araneus*) schreibt: „In dem engen Raume zwischen den beiden Zahnreihen erkennt man vorn eine ovale Papille, von deren hinteren Ende zwei paarige Höcker auslaufen; dann folgen wieder zwei etwas mehr in der Querrichtung gestellte Erhabenheiten; ob nun diese Höcker rudimentären vorderen Gaumenleisten entsprechen, ist schwer zu entscheiden. Erst hinter ihnen treten deutlich ausgebildete Gaumenleisten auf, und zwar in einer Anzahl, welche der bei *Talpa* vorhandenen gleichkommt, nämlich 8“ (p. 146).

Glücklicherweise steht mir eine Reihe von Spitzmausarten zur Verfügung, von denen einige ein klares Faltenmuster erkennen lassen, das Rückschlüsse auf das Muster anderer Arten erlaubt. Danach dürften bei Soriciden 10 Falten die Ausgangszahl darstellen, wobei die von Retzius als „zwei mehr in der Querrichtung gestellten Erhabenheiten“ bezeichneten Gebilde als Schenkel bzw. Reste der beiden ersten Falten anzusehen sind.

Bemerkenswert für wohl alle Soriciden ist, daß die zwischen den sehr großen und weit in das Gaumenfeld hineinreichenden letzten Prämolaren gelegene Falte — nach unserer Zählung ist es stets die 5. — infolge des verengten Raumes naturgemäß deutlich kürzer ist als die vorhergehende Falte und auch als die nachfolgenden, zwischen den Molaren liegenden Falten. Im einzelnen ergibt sich für die von mir untersuchten Gattungen und Arten das folgende, zum Teil etwas abweichende Bild des Gaumenfaltenmusters:

Crocidura

Bei 2 mir vorliegenden Exemplaren von *C. poensis* bilden die beiden ersten Falten je einen kleinen konvex nach vorn gerichteten Bogen. Wie Abb. 17 zeigt, sind insgesamt 10 Falten vorhanden. Bei dem einen Exemplar befinden sich jedoch zwischen vorletzter und letzter Falte einige nebeneinanderliegende papillenartige Erhebungen, die möglicherweise Vorstufen zur Bildung einer weiteren Falte sein könnten, wie wir dies bei einem von 2 Exemplaren von *Cr. flavescens* verwirklicht sehen, bei dem wir daher 11 Falten zählen.



Abb. 17 (links): *Crocidura poensis*



Abb. 18 (rechts): *Sylvisorex granti*

Myosorex eisentrauti

Bei *Myosorex* ist der vordere Gaumenraum etwas breiter als bei anderen Arten. Demzufolge sind die Falten hier stärker ausgeprägt. Gehen wir zur allgemeinen Orientierung von der zwischen den beiden nach innen stehenden letzten Prämolaren liegenden verkürzten Falte aus, so liegen hinter dieser, also zwischen den 3 Molaren, 5 klar ausgebildete, und vor ihr 3 ebenfalls deutlich in Erscheinung tretende Falten. Zweifel bestehen nur, ob man die vor den 3 vorderen Falten gelegene bogenartige, in der Mitte unterbrochene Aufwölbung noch zur Papillenregion oder schon als erste Falte ansehen kann. Entscheiden wir uns für das letztere, so würde die Zahl der Gaumenfalten wieder 10 betragen.

Sylvisorex

Bei *S. granti* sind die beiden ersten Falten wieder als kleine durchgehende, konvex nach vorn verlaufende Bögen ausgebildet (Abb. 18). Zwei Exemplare von *granti* lassen 10 Falten erkennen, wobei die vorletzte Falte in der Mitte unterbrochen ist, bei dem einen Tier sogar die beiden Schenkel derselben nur sehr verkürzt ausgebildet sind.

Bei *S. morio*, von dem 15 Exemplare untersucht wurden, ist es zu einer Faltenvermehrung im hinteren Teil des zwischen den Molaren gelegenen Gaumenfeldes gekommen, und zwar auf insgesamt 11 oder 12 Falten. Während bei *S. granti* die letzte Falte in der Mitte zwischen dem vorletzten und letzten (kleinen) Molaren ansetzt, folgen bei *S. morio morio* noch 2 weitere Falten. Von ihnen setzt die letzte (12.) am Hinterrand des 3. Molaren an und bildet in der Mitte einen oralwärts gerichteten stumpfen Winkel, die 11. dagegen ist nur durch je einen seitlichen Schenkel angedeutet und quetscht sich zwischen die 10. und 12. Falte. Untermauert wird dieses Bild durch die Untersuchung von 10 Exemplaren der Nominatrasse. Bei 5 Exemplaren der Rasse *isabella* wurden dreimal 12, zweimal jedoch nur 11 Falten festgestellt, wobei die Zwischenfalte zwischen 10. und 12. Falte nicht zur Ausbildung gekommen ist.

Sorex

Die von Retzius gegebene Abbildung des Gaumens von *S. araneus* entspricht genau meinem eigenen Befund. Auf Grund der bei den oben besprochenen Arten gewonnenen Erkenntnis erscheint es berechtigt, die vor den 8 durchgehenden Falten liegenden 2 „Papillen“-Paare als reduzierte 1. und 2. Falten anzusehen, so daß wir insgesamt wieder auf 10 Falten kommen. Hinzugefügt sei lediglich folgende Feststellung von Retzius: „An zwei der hintersten Leisten sieht man eine Verdoppelung, da vor den eigentlichen Leisten noch je ein kleiner Wall vorhanden ist“ (p. 146). In dem mir vorliegenden Präparat findet sich diese Erscheinung nur andeutungsweise bei der letzten Falte.

Das Gaumenfaltenmuster von *Sorex minutus* gleicht dem von *S. araneus*. Bei dem von mir untersuchten Exemplar zeigen (wie von Retzius für *S. araneus* angegeben) die beiden letzten Falten eine Längsspaltung, bzw. eine doppelte Oberkantenbildung.

Neomys fodiens

Auch ein frisch untersuchtes Exemplar der Wasserspitzmaus zeigt im wesentlichen das gleiche Muster wie *Sorex*, nämlich 10 Falten, wenn man die 2 papillenartigen ersten mitrechnet. Die 10., zwischen den letzten Molaren verlaufende, ist doppelrandig. Bei einem weiteren Alkoholexemplar ist letztgenannte Bildung nicht zu beobachten, hier verläuft die letzte Falte völlig glatt, jedoch zeigt die 3. Falte eine Unregelmäßigkeit, indem sie in 2 nicht ganz symmetrisch gelagerte Teilstücke auseinandergebrochen ist.

Die Befunde haben gezeigt, daß die Soriciden eine relativ hohe Faltenzahl mit einer Schwankungsbreite von 10—12 aufweisen.

Talpidae

Talpa europaea

Die Papillenregion geht hier stärker in die Breite, während sie bei den Soriciden mehr in die Länge gezogen ist. Sie besteht aus einer kleinen mittleren Papilla palatina, an die seitliche Höcker angrenzen. Der Verlauf der Gaumenfalten eines von mir untersuchten Stückes stimmt mit der von Retzius gegebenen Abbildung und Beschreibung im großen überein. Es sind 8 Gaumenfalten vorhanden, von denen die ersten 4 mit der Kante nach hinten gerichtet sind. Bei meinem Präparat sind im Gegensatz zu den Angaben von Retzius nur die 2 letzten Falten in der Mitte unterbrochen und die Falte 6 in der Mitte aboralwärts eingebogen.

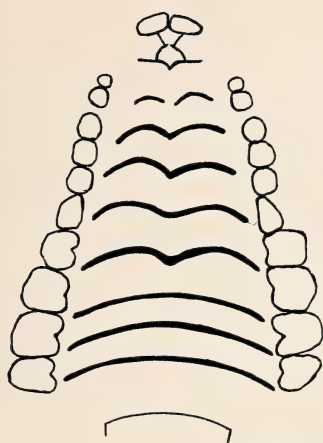
Galemys pyrenaicus

Der Pyrenäen-Desman hat wie *Talpa* 8 Gaumenfalten. Bei den 2 untersuchten Exemplaren ist die erste in der Mitte unterbrochen und ihre beiden Schenkel relativ kurz. Es folgen 4 durchgehende und in der Mitte leicht nach hinten eingebogene und 3 ebenfalls durchgehende mehr oder weniger horizontal verlaufende Falten (Abb. 19).

Macroscelididae

Elephantulus

Das Gaumenfaltenmuster der untersuchten Vertreter der Gattung (*vandami*, *rupestris*, *rozeti*, *brachyrhynchus* und *intufi*) sind so weitgehend übereinstimmend, daß eine gemeinsame Abhandlung genügt. Die Papillarregion besteht, soweit die zur Verfügung stehenden Trockenpräparate erkennen lassen, aus einer länglichen medianen Papille, von der nach beiden Seiten

Abb. 19: *Galemys pyrenaicus*Abb. 20: *Elephantulus rupestris*

je ein bogenförmig verlaufender langer Schenkel ausgeht. Die 8 vorhandenen Falten stehen im vorderen Gaumenteil meist weiter voneinander entfernt als zwischen den Backenzähnen; sie verlaufen vorn stärker, hinten schwächer konvex nach vorn gebogen. Die letzte Falte ist in der Mitte geteilt, und ihre beiden Schenkel sind hier scharf nach hinten umbogen. Zwischen den Falten und mit ihnen parallel verlaufend finden sich kleine papillenartige Höcker, wie wir sie ähnlich bei Marsupialiern und anderen Formen bereits kennengelernt haben.

Als Beispiel des Gaumenfaltenverlaufs ist in Abb. 20 der Gaumen von *Elephantulus rupestris* gezeigt.

Rhynchocyon sp.

Für die Untersuchung stand ein sehr junges Exemplar zur Verfügung, bei dem der Durchbruch der Zähne noch nicht richtig erfolgt ist. Die Papilla palatina tritt als längliche, quer zum Gaumen gerichtete Erhebung mit seitlichen, etwas bogenförmig verlaufenden Anhängen hervor. Die Zahl der Gaumenfalten beträgt 8, die sich im flachen Bogen über den Gaumen spannen. Auch bei *Rhynchocyon* ist die letzte Falte in der Mitte unterbrochen. Die Falten treten sehr scharf hervor, die Ränder der 4 letzten Falten zeigen eine deutliche Wellung oder Zähnelung.

Die Teilung der letzten Falte in zwei seitliche Schenkel kann als eine gewisse Differenzierung des einfachen Primärmusters angesehen werden.

TUPAIIFORMES

Tupaiaidae

Die Tupaia werden hier als eigene Ordnung angeführt, ohne auf verwandtschaftliche Beziehungen zu anderen Ordnungen einzugehen. Sie gehören mit zu den primitivsten rezenten Placentaliern. Entsprechend ist auch ihr Gaumenfaltenmuster vom einfachen Primärtyp.

Die Nahrung der Spitzhörnchen ist pflanzlicher und tierischer Art.

Tupaia belangeri

Auf den mir zur Verfügung stehenden Gaumen-Fotos von 4 Exemplaren von *T. belangeri* sind 7 scharf ausgeprägte Falten zu erkennen, wobei die unmittelbar hinter der Papillenregion gelegene Auffaltung nicht als Abschlußrand der genannten Region, sondern in Übereinstimmung mit Schultz (1958) als „echte“ Falte angesehen wird. Die vorderen Falten haben eine scharfe Oberkante. Der Verlauf der Falten ist folgender (Abb. 21): Hinter der deutlich ausgeprägten Papillenregion setzt zwischen dem 2. I und C die erste Falte an, die stark konvex nach vorn gebogen ist und in der Mitte an die Papillarregion stößt. Die 2., ebenfalls im steilen Bogen verlaufende Falte liegt seitlich zwischen C und 1. Prämolare (P^2). Die folgenden 5 Falten sind schwächer konvex gebogen und die hintersten sogar in der Mitte zunehmend nach hinten eingeknickt. Die 3. Falte setzt in der Höhe des



Abb. 21: *Tupaia belangeri*

2. Prämolaren (P^3), die 4. bis 7. jeweils in Höhe des nachfolgenden Zahnes an, also des 3. Prämolaren, des 1., 2. und 3. Molaren. Der faltenartig verlaufende Abschlußwulst des harten Gaumens entspricht der Aufwölbung des Knochenrandes des harten Gaumens. Er ist nicht als echte Gaumenfalte zu werten. Die von Schultz gegebene Abbildung läßt erkennen, daß die 1. und 2. und die 6. und 7. Falte in der Mitte unterbrochen sind. Diese Trennung in 2 Schenkel ist bei den 4 mir vorliegenden Fotos allenfalls bei der letzten Falte andeutungsweise zu erkennen. Im übrigen aber sind die Falten durchgehend. Es mag also eine geringe individuelle Variation bezüglich dieses Merkmals vorkommen, vielleicht der Beginn zu dem bei den Primaten deutlich werdenden Trend zur medianen Unterbrechung der Falten und damit zur Bildung einer Längsfurche.

PRIMATES

(PROSIMIAE)

Die Gaumenfalten der Halbaffen repräsentieren im allgemeinen den primären Typ, und das Muster entspricht dem der primitiven Marsupialier und Insectivoren. Allerdings macht sich eine Differenzierung dadurch bemerkbar, daß besonders die hinteren Falten oft nicht durchgehend, sondern in der Mitte unterbrochen sind, wodurch eine mediane Rinne entsteht.

Wir stützen uns im folgenden im besonderen auf die Ausführungen von Schultz (1949, 1958), der zahlreiche Primaten untersucht und untereinander vergleichen konnte. Gewisse Unterschiede bezüglich der Zahl der Gaumenfalten zu meinen eigenen Beobachtungen ergeben sich, wie schon mehrfach angeführt, durch abweichende und oft schwierige Beurteilung der ersten, bisweilen aber auch der letzten Auffaltung des Gaumenepithels.

Die Ernährung der Halbaffen ist omnivor.

Lemuridae

Lemur

In Übereinstimmung mit den Angaben von Schultz (1949) zeigt das von mir untersuchte Jungexemplar von *L. catta* 7 gut ausgebildete Falten. Die ersten 3 sind durchgehend und in der Mitte nach hinten eingeknickt, die übrigen 4 sind in der Mitte unterbrochen und aboralwärts umgebogen.

Für *Lemur macaco* gibt Retzius ebenfalls 7 Falten an. Es können jedoch nach Schultz innerhalb der Gattung auch 8 Falten vorkommen.

Microcebus murinus

Abb. 22 zeigt das markant ausgebildete Gaumenfaltenmuster eines von mir untersuchten Exemplares von *M. murinus* mit 7 Falten, wobei zu bemerken ist, daß von dem Caninus angefangen jedem Zahn eine Falte zuzuord-

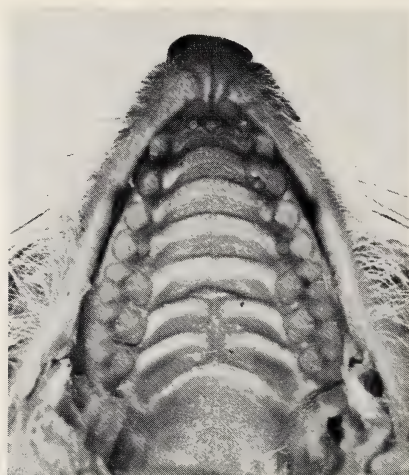


Abb. 22: *Microcebus murinus*

nen ist. Die ersten 5 sind durchgehend, die letzten 2 unterbrochen. Nicht mitgezählt ist der wie eine durchgehende Falte wirkende Abschlußwulst des harten Gaumens. Es scheint mir dagegen berechtigt, die zwischen den Canini liegende Auffaltung als „echte“ Falte anzusehen, die an die kleine rundliche Papilla palatina angrenzt.

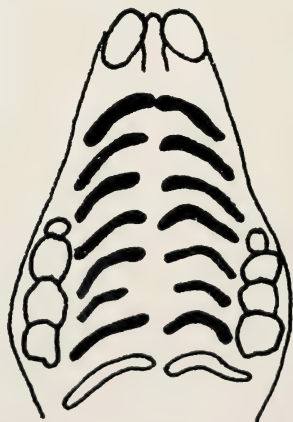


Abb. 23: *Daubentonia madagascariensis* (nach Schultz)

Daubentoniidae

Daubentonia madagascariensis

Nach den Angaben von Schultz (1958) hat das Fingertier 7 (bis 8) gut ausgeprägte Falten. Die beigegebene Zeichnung (Abb. 23) läßt erkennen, daß die Schenkel der ersten Falte zusammenstoßen, die der übrigen Falten in der Mitte durch mehr oder weniger weite Zwischenräume getrennt sind. Ob die letzte, am Rand des harten Gaumens gelegene Auffaltung eine echte Gaumenfalte ist, muß bezweifelt werden (daher in Abb. 23 nur im Umriß gezeichnet).

Lorisidae

Loris tardigradus

Ein von mir untersuchtes Exemplar hat in Übereinstimmung mit den Angaben von Retzius und Hill (1955) 4 vordere durchgehende und 3 hintere, in der Mitte durch eine Furche mehr oder weniger unterbrochene Falten. Die Falten 1 bis 3 verlaufen leicht konvex nach vorn, die 4. ist in der Mitte leicht nach hinten eingeknickt, und die Schenkel der Falten 5 bis 7 sind in der Mitte nach hinten umgebogen.

Nycticebus coucang

Bezüglich der Zahl und Ausbildung der Gaumenfalten stimmt diese Art mit der vorhergehenden überein.

Perodicticus potto

Für den Potto gibt Schultz (1949) nur 6 Falten an, wobei er die faltenartige Aufwölbung am Hinterrand des harten Gaumens nicht als Falte mitrechnet. Daß bei einem 2. von mir untersuchten Exemplar die beiden letzten Falten nur als seitliche kurze Schenkel angelegt sind, deutet auf die Tendenz zur Reduzierung der Gaumenfaltenzahl, die, wie wir bei den höheren Primaten sehen werden, allgemein im aboralen Gaumenteil beginnt.

Galagidae

Galago

Bei *Galago senegalensis*, von dem ich 3 völlig übereinstimmende Exemplare untersuchte, beträgt die Gaumenfaltenzahl nur 5 (Abb. 24); würde man den hinteren faltenartigen Abschlußbogen der Papillarregion hinzurechnen, wäre sie mit 6 anzunehmen, entspräche aber noch keineswegs der von Schultz (1949) angegebenen Zahl 7. Dies mag darauf beruhen, daß die faltenartige Aufwölbung am Abschluß des harten Gaumens, die ganz offensichtlich durch den wulstigen knöchernen Abschlußrand zustande kommt, von Schultz mitgerechnet wurde. Erwähnt sei, daß der sich anschließende weiche Gaumen mit zahlreichen kleinen Papillen besetzt ist.



Abb. 24: *Galago senegalensis*

Zwei von mir untersuchte Gaumen von *Galago crassicaudatus* lassen das gleiche Faltenmuster wie *senegalensis* erkennen. Damit hat *Galago* die niedrigste Zahl der Gaumenfalten bei den Prosimiern.

Tarsiidae

Tarsius

Wie bereits von Schultz (1949, 1958) hervorgehoben und durch eine beigefügte Abbildung veranschaulicht wurde, zeichnet sich *Tarsius* durch höhere Faltenzahl aus, indem zwischen den vollständigen Falten noch kurze Fältchen oder Bruchstücke von Falten eingeschoben sind. Bei 3 untersuchten Exemplaren kommt Schultz unter Mitberücksichtigung der Teilstücke auf 11 Falten. Hill (1955) unterscheidet 7 Hauptfalten, die die Gaumenpartie hinter der etwa dreieckig gestalteten Papillenregion zwischen C und M³ bedecken, und 4 zusätzliche kürzere und niedrigere Falten. Er stützt sich dabei auf Angaben von Burmeister und Schultz, die *T. syrichta fraterculus* untersucht haben, und auf seine eigenen Feststellungen an *T. syrichta carbonarius* und *T. bancanus borneanus*.

Meine eigenen Untersuchungen lassen eine stärkere individuelle Variation bezüglich der Faltenzahl erkennen. Ein mir im Abguß vorliegender Gaumen von *T. syrichta* zeigt das in Abb. 25 wiedergegebene Faltenmuster. Es muß wie bei *Galago* in Frage gestellt werden, ob die am Ende von M³ ansetzende faltenartige Aufwölbung wirklich als echte Falte zu zählen ist oder nur wieder durch die darunterliegende Abschlußkante des knöchernen Gaumens verursacht wird. Zählen wir diese Bildung als Falte mit, wie es

Abb. 25: *Tarsius syrichta*

die genannten Autoren getan haben, so kommen wir auf 10 Falten mit folgender Anordnung: Am Hinterrand der Caninen und in Höhe der 1. und 2. Prämolaren setzt je eine durchgehende, etwas nach vorn konvex gebogene Hauptfalte an. Von der Mitte des 3. Prämolaren geht eine mehr horizontale, aber in der Mitte geteilte Falte aus, die ich ebenfalls als Hauptfalte bezeichnen möchte. Zwischen dem 3. Prämolaren und 1. Molaren, ferner in Höhe des 1. und 2. Molaren liegen je eine wiederum durchgehende, aber mehr konkav verlaufende Hauptfalte. Dazu kommt die fragliche im Ende des 3. Molaren befindliche durchgehende Falte. Mit ihr wären es insgesamt 8 Hauptfalten. Zwischen der 3. und 4. und zwischen der 4. und 5. Hauptfalte sieht man kleinere unregelmäßige Faltenstücke; betrachtet man diese Bruchstücke als 2 zusätzliche Falten, so würde man, wie erwähnt, von 10 — oder bei Auslassung der fraglichen Abschlußfalte — von 9 Falten sprechen können. Es fehlen die kleinen Faltenbrocken, die in der von Schultz gegebenen Abbildung zwischen der 2. und 3. Falte liegen.

Zwei mir vorliegende Stücke von *T. bancanus* bestätigen die Annahme einer stärkeren Variation. Eines von ihnen hat 8 vollständige Falten, ferner ein zwischen 3. und 4. gelegenes kurzes, nicht bis zu den Zahnreihen reichendes Faltenstück und 2 Faltenbröckchen. Das 2. Stück hat ebenfalls 8 vollständige und 3 nur in der Mitte des Gaumens liegende kürzere Falten, außerdem einige papillenartige Erhebungen.

Schultz (1949) schreibt über die durch die höhere Faltenzahl bedingte Sonderstellung des Faltenmusters bei *Tarsius*: „This condition must be regarded as an evolutionary specialization and as one of the many features peculiar to *Tarsius*“ (S. 49). Dieser Schlußfolgerung können wir ohne Bedenken zustimmen und dürfen wohl annehmen, daß *Tarsius* auf eine lange Eigenentwicklung zurückblicken kann und eine Sonderstellung gegenüber anderen Prosimiern einnimmt. Die Abtrennung der Superfamilie Tarsiodea erscheint daher als durchaus berechtigt.

Es sei erwähnt, daß die Koboldmakis hauptsächlich animalische Kost in Form von Gliedertieren und kleinen Wirbeltieren zu sich nehmen; unter anderem fangen sie auch Krebse und Fische.

SIMIAE
(Platyrrhina)

Callithricidae

Schultz (1949) weist darauf hin, daß das Gaumenfaltenmuster der Krallenäffchen weiter entwickelt ist als das vieler Halbaffen. Er sagt: „In general it appears that in the marmosets and tamarins the palatine ridges, though large and conspicuous, are less primitive than in the prosimians, inasmuch as they have become reduced in number and tend to leave the most aboral part of the hard palate unoccupied" (S. 51). Außerdem fällt die Teilung der hinteren Falten in 2 seitliche Schenkel auf.

Die Ernährungsweise der Krallenäffchen ist omnivor.

Callithrix

Ein mir vorliegender Gaumenabguß von *C. aurita* läßt eine relativ große Papillenregion mit seitlichen Ausläufern und bogig verlaufendem Hinterrand erkennen. Es folgen 5 mehr oder weniger stark konvex nach vorn gebogene Falten, von denen die 3. in der Mitte nach hinten eingeknickt ist und die beiden letzten in der Mitte geteilt sind. Die 5. Falte setzt am Vorderrand des letzten Molaren an.

Linton, der als erster die Gaumenfalten von *C. jacchus* beschrieb, gibt ihre Zahl mit 6 an, ebenso später Schultz (1949). Retzius zählt dagegen nur 5 Falten. Es ist anzunehmen, daß bei Angabe von 6 Falten der von uns nicht als Falte angesehene bogenförmige Hinterrand der Papillenregion mitgezählt wurde.

Leontideus rosalia

Nach Schultz (1949) beträgt die Gaumenfaltenzahl ebenfalls 5. Sämtliche Falten sind, wie die Abb. 26 zeigt, kräftig ausgebildet; die erste ist durchgehend, die übrigen sind nach hinten zunehmend durch eine breite Furche in 2 Schenkel geteilt. Die 5. Falte setzt seitlich in Höhe des 1. Molaren an.



Abb. 26: *Leontideus rosalia* (nach Schultz)

Oedipomidas geoffroyi

Für *O. geoffroyi* gibt Schultz (1949) wiederum 5 Falten an, die in ihrem Verlauf weitgehend mit der vorhergehenden Art übereinstimmen. Bei einem Exemplar von *O. oedipus* fand ich die gleiche Zahl. Außer der ersten sind die Falten in der Mitte unterbrochen.

Cebidae

Bei den Kapuzinerartigen ist die Faltenzahl relativ hoch, doch machen sich im Gaumenfaltenmuster bisweilen Unregelmäßigkeiten bemerkbar, und zwar durch unsymmetrische Anordnung auf beiden Seiten, durch Faltengabelungen und Zerfall in Teilstücke. Infolgedessen haben wir eine starke individuelle Variation. Meist, aber nicht immer, sind die Falten in der Mitte geteilt. Außer den von mir selbst untersuchten Stücken können wir wieder die Abbildungen von Schultz zugrunde legen.

Die Kapuzinerartigen sind wie die Krallenaffen omnivor.

Cebus

Ein mir vorliegendes junges Exemplar von *C. albifrons* hat noch ein auffallend symmetrisches Muster auf beiden Seiten. Hinter der Papillarregion



Abb. 27: *Cebus albifrons* (Abguß)

sind 9 leicht konvex nach vorn gebogene und geteilte Falten zu zählen, von denen die Schenkel der hinteren in der Mitte leicht aboralwärts umgebogen sind (Abb. 27). Die 9. ist am Rande etwas gewellt. Ein weiteres von mir untersuchtes Exemplar von *C. sp.* hat ebenfalls 9 in der Mitte geteilte symmetrisch verlaufende Falten. Ein von Schultz abgebildeter Gaumen von *C. capucinus* zeigt zwar ein regelmäßiges Muster, aber nur 8 in der Mitte unterbrochene Falten, während ein vom gleichen Autor abgebildeter Foetus einige beiderseits unsymmetrisch verlaufende Falten erkennen läßt. Die Anzahl der Falten schwankt nach Schultz zwischen 8 und 9.

Saimiri oerstedii

S. oerstedii hat nach Schultz 7 Falten, von denen die Schenkel der vordersten sich in der Mitte berühren bzw. ineinander übergehen, während die hinteren geteilt sind (Abb. 28).



Abb. 28: *Saimiri oerstedii* (nach Schultz)

Aotes trivirgatus

Schultz gibt für diese Art ebenfalls 7 Falten an. Die gleiche Zahl konnte ich bei einem Neugeborenen feststellen.

Callicebus leucometopa

Ein Gaumenabguß von *C. leucometopa* läßt 7 besonders im hinteren Gaumenteil deutlich ausgeprägte, jedoch unsymmetrisch verlaufende Gaumenfalten erkennen. Sie sind außer der vordersten sämtlich in der Mitte unterbrochen.

Pithecia monacha

Ein Exemplar hat 7 Falten, die sämtlich in der Mitte unterbrochen sind.

Lagothrix lagothricha

Die von Schultz (1949) gebrachte Zeichnung von *L. lagothricha* zeigt ein unsymmetrisches Faltenmuster mit seitlichen Faltengabelungen und kleinen, unregelmäßig verteilten Faltenstückchen. Die Faltenzahl kann mit 8 bis 9 angegeben werden.

Ateles

Die Faltenzahl schwankt nach Schultz (1949) zwischen 7 und 9. Das Muster ist bei den untersuchten Arten *geoffroyi paniscus* und *griseus* meist unsymmetrisch.

Alouatta

Die Brüllaffen haben mit einer Schwankungsbreite von 9 bis 11 Falten die höchste Zahl von allen bisher untersuchten Neuweltaffen.

Über beide letztgenannten Gattungen schreibt Schultz (1949): „In howler and spider monkeys (*Alouatta* and *Ateles*) the ridge pattern tends to be especially complicated and variable, a condition which undoubtedly represents an evolutionary spezialization and which does not exist among the other, lower primates discussed so far. It is of interest to note here the partly fused, forked, and broken ridges are not limited to postnatal stages, but exist already in fetal life“ (p. 51).

(C a t a r r h i n a)

Die Ernährung besteht aus Pflanzenstoffen der verschiedensten Art, aber auch aus animalischer Kost. Manche Arten sind sehr spezialisiert, wie z. B. die Colobidae auf Blätternahrung.

Cercopithecidae

In der Familie der Meerkatzenartigen sind die Kanten der Falten mehr abgerundet. Ihre Zahl variiert nicht nur innerhalb der Gattungen und Arten, sondern auch individuell. Neben Mustern, die ganz symmetrisch auf beiden Seiten verlaufen, findet sich häufig eine gestörte Anordnung, indem vor allem im hinteren Gaumenteil Falten aufgelöst, zusammengewachsen oder gegabelt sind. Meist sind die Falten in der Mitte unterbrochen, so daß eine Längsfurche entsteht. Es kommt aber auch vor, daß sich innerhalb einer Art durchgehende Falten finden, und dies besonders im vorderen Gaumenfeld.

Wir stützen uns vor allem wieder auf die Ausführungen und Abbildungen von Schultz (1949, 1958), da mir selbst nur wenige Formen für eigene Beobachtungen zur Verfügung standen.

Macaca

Ein mir vorliegender Gaumen einer Totgeburt von *Macacus mulatta* zeigt einen völlig unregelmäßigen Verlauf mit teils durchgehenden, teils unterbrochenen und unsymmetrisch verteilten Falten und Faltenstückchen, so daß die Faltenzahl nur annähernd mit 8 angegeben werden kann. Die von Schultz gegebenen Abbildungen lassen neben recht symmetrischen ebenfalls unsymmetrische Muster erkennen. Meist wurden 8 Falten gezählt, vereinzelt auch 7 oder 9. Auch Retzius gibt 8 Falten an.

Papio

Ein von mir untersuchtes Exemplar (Neonat) von *Papio* sp. läßt 10 Falten erkennen, die rechts und links einen sehr unterschiedlichen Verlauf zeigen.

Für *P. cynocephalus* gibt Schultz 9 Falten an, die sämtlich in der Mitte scharf und weit aboralwärts umgebogen sind, wobei jedoch die Schenkel der ersten 4 noch zusammenhängen und nur die 5 hinteren getrennt sind (Abb. 29). Die gleiche Zahl nennt er für einen jungen *Papio hamadryas*. Bei einem jungen *Papio papio* zählte Schultz rechts 11, links 10 Falten. Retzius gibt für *Papio cynocephalus* 10 Falten an, „von denen die beiden vorder-



Abb. 29: *Papio cynocephalus* (nach Schultz)

sten vorn ununterbrochen, die 3. und 4. durch eine feine mediane Furche, und alle die übrigen hinteren durch einen größeren Raum in 2 Seitenarme geteilt sind. Die 3 oder 4 vordersten verlaufen mehr gerade der Quere nach mit Umbiegung der äußeren Enden. Die folgenden haben die medialen Enden ihrer Seitenarme immer mehr nach hinten gedreht; die Seitenarme der mittleren sind am meisten gebogen, die Konvexität nach vorn. Die äußeren Enden der walzenartigen Leisten erreichen nicht die Zähne, sondern endigen am Zahnwall, ziemlich weit von den Zähnen. Die vorderen und mittleren Leisten sind kräftiger als die hintersten, welche mehr rudimentär sind" (p. 157—158).

Cercocebus

C. torquatus (= *aethiops*) hat nach Schultz 8 Gaumenfalten. Die von ihm gebrachte Abbildung läßt erkennen, daß sämtliche in der Mitte geteilt sind.

Erythrocebus patas

Nach Schultz hat die Art nur 7 Gaumenfalten, die auf beiden Seiten unsymmetrisch verlaufen.

Cercopithecus

Ein von mir untersuchter weit entwickelter Embryo von *C. nictitans* hat 6 symmetrisch angelegte Falten. Für ein junges Exemplar von *C. mona* gibt Schultz ebenfalls 6, für ein 2. rechts 8, links 7 Falten an. Über die Faltenzahl bei der Art *C. aethiops* (= *callitrichus*) schreibt Schultz (1958): „Among 13 *Cercopithecus callitrichus* it was bilaterally 8 in 7 instances, 9 in 3 instances, 7 in 2 instances and once 8 on one side and 9 on the other“ (p. 130). Eine gewisse individuelle Variation ist also vorhanden.

Colobidae

Presbytis

Bei den von Schultz (1949) untersuchten Arten *rubicunda*, *entellus* und *germaini* (= *cristatus germaini*) schwankt die Faltenzahl zwischen 6 und 8. Die Falten reichen nicht so weit aboralwärts wie bei den Cercopithecidae.

Nasalis larvatus

Schultz (1949) gibt die Zahl der sämtlich in der Mitte unterbrochenen Falten mit 7 an. Die Abbildung eines von mir untersuchten etwa halb-wüchsigen Exemplares zeigt, wie unregelmäßig die Falten verlaufen können (Abb. 30). Vorn sind die flach gewölbten Falten noch relativ gut ausgebildet, im hinteren Gaumenbereich dagegen sind sie nur sehr verschwommen.

(Hominoidea)

Die Falten werden zunehmend flacher und reichen nur bis in die mittlere Gaumenregion. Die Zahl der Falten schwankt erheblich. Ihr Verlauf ist



Abb. 30: *Nasalis larvatus*

meist unsymmetrisch und die individuelle Variation ist relativ hoch. Dies alles läßt darauf schließen, daß die Falten keine besondere Funktion mehr haben.

Hylobatidae

Hylobates

Schultz (1949) fand bei den von ihm untersuchten Gibbons (*H. lar* und *moloch*) nur gelegentlich ein symmetrisches Faltenmuster, häufiger jedoch ein sehr unregelmäßiges. Die Zahl der Falten schwankt von 7 bis 10, im Durchschnitt 8,5 (nach Schultz, 1958), wobei die Anzahl 7 nur bei einem Exemplar auf der einen Seite festgestellt wurde, auf der anderen dagegen 9. Dazu ist allerdings zu sagen, daß es oft schwer ist, bei Auftreten von Faltenstückchen die genaue Faltenzahl festzustellen. Abb. 31 zeigt das von Retzius übernommene Gaumenfaltenmuster von *H. lar*.

Bei einem von mir untersuchten Mischling der beiden Rassen *H. l. lar* x *H. l. pileatus* wurden jederseits etwa 9 Falten gezählt.

Pongidae

Pongo pygmaeus

Nach den Angaben von Gegenbaur, Retzius und vor allem Schultz (1949) unterliegt das Gaumenfaltenmuster einer sehr starken individuellen Variation. Dies bezieht sich sowohl auf den Grad der aboralen Ausdehnung der Falten auf dem Gaumen, auf die Anordnung und Zahl der Falten und auf die Bildung einer Mittelfurche infolge Auflösung in 2 Schenkel. Der von

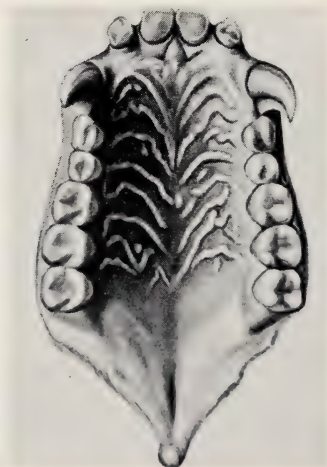


Abb. 31: *Hylobates lar* (aus Retzius)

Gegenbaur abgebildete Gaumen zeigt ein bis zum letzten Molaren reichendes Faltenmuster; die Falten selbst sind nur im vorderen Gaumenteil infolge Verästelung und Verwachsung unsymmetrisch, im hinteren Teil dagegen auf beiden Seiten nahezu regelmäßig und durchgehend. Die 4 von Schultz (1949) abgebildeten Gaumen lassen eine deutliche Mittelfurche und eine sehr asymmetrische Anordnung erkennen. Nach ihm schwankt die Faltenzahl zwischen 6 und 10 und beträgt im Mittel 7,7. Bei einem von mir untersuchten Jungtier ist das Muster völlig irregulär; die Falten selbst sind zwar sehr dünn, aber treten deutlich in Erscheinung (Abb. 32).



Abb. 32: *Pongo pygmaeus* (Abguß)

Gorilla gorilla

Beim Gorilla reichen die Falten nach Schultz (1949, 1958), der sich auf 13 teils selbst untersuchte, teils in der Literatur behandelte Exemplare stützt, am wenigsten weit nach hinten. Die Zahl schwankt zwischen 3 und 10 (Mittel 7,8). Die Falten zeigen Verästelungen, Auflösungen in Teilstücke oder Verschmelzungen. Ein mir vorliegendes junges Exemplar läßt etwa 8 Falten erkennen. Außerdem sieht man die Anlage zu einer medianen Raphe, wie sie auch einige von Schultz abgebildete Gaumen erkennen lassen. Bei einem weiteren von mir untersuchten etwa 5jährigen Exemplar bildet das Faltenmuster ein relativ symmetrisches Bild mit nur einigen Faltenverzweigungen (Abb. 33). Die hinteren Falten sind scharf nach hinten gebogen, die letzten verschwinden mehr und mehr.



Abb. 33: *Gorilla gorilla*

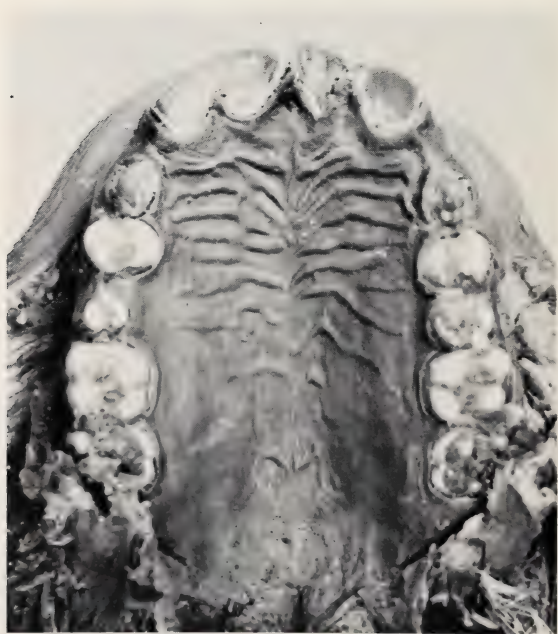


Abb. 34: *Pan troglodytes*

Pan troglodytes

Von Schultz (1958) wurden nicht weniger als 46 Gaumenfaltenmuster ausgewertet. Nach seinen Angaben ist das Muster sehr unregelmäßig, und die Schwankungsbreite der Faltenzahl liegt zwischen 5 und 15. Trotz der sehr hohen Faltenzahl, die vorkommen kann, reicht das Faltenmuster niemals bis zum Ende des harten Gaumens und selten weiter als bis zum ersten Molar. Das Foto eines von mir untersuchten adulten Tieres (Abb. 34) läßt im vordersten und — schwach angedeutet — auch im hinteren Faltenbereich eine Längsraphe erkennen. Bei 2 jüngeren Exemplaren (ca. 5 und 8 Monate alt) ist von einer solchen Längsleiste nichts zu sehen, jedoch tritt sie bei einigen von Schultz abgebildeten Gaumen zutage.

Über die Gaumenfalten des Bonobo, *Pan paniscus*, schreibt Schultz (1958): „The lowest number was found in the only ‚pygmy‘ chimpanzee of the entire available series, but this animal has 6 ridges on the left side, a number which occurred also in 3 other chimpanzees“ (p. 133).

Hominidae

Homo sapiens

Über die Gaumenfalten des Menschen liegen sowohl aus älterer als auch aus jüngerer Zeit eingehende Beschreibungen (über 800 Individuen!) vor, die von Schultz (1949, 1958) kritisch beleuchtet und mit seinen eigenen Untersuchungen verglichen werden. Es mag daher genügen, seine Ergebnisse (1958) hier kurz zusammenzufassen und eine Abbildung zu bringen (Abb. 35).

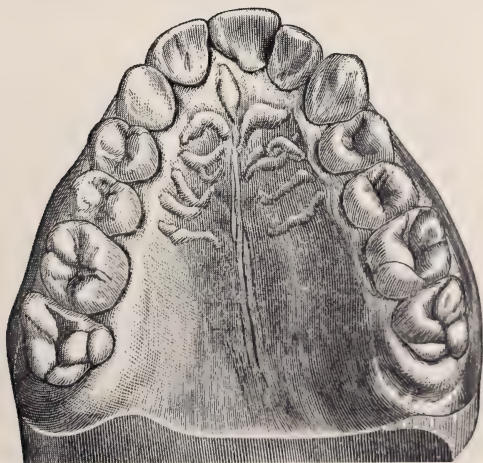


Abb. 35: *Homo sapiens* (aus Harrison)

Die beim Menschen auftretenden Gaumenfalten sind flach und wenig prominent, ferner unregelmäßig und asymmetrisch. Die Zahl der Falten — soweit festzustellen — schwankt erheblich, nämlich von 2 bis 8, jedoch sind die Extreme selten. Die Durchschnittszahl beträgt 4,2 und ist damit die niedrigste unter allen Primaten. Die Gaumenfalten erscheinen schon in sehr frühem Embryonalstadium und sind bei einem Embryo mit einer Scheitel-Steiß-Länge von 28 mm bereits zu erkennen. Eine Veränderung des Faltenmusters, und zwar im Sinne einer Rückbildung während des prä- und postnatalen Wachstums, wie unter anderem von Gegenbaur (1878) vermutet wurde, findet nicht statt. Meist reichen die Falten auf dem Gaumen nur bis zum P^2 und nur selten über M^1 hinaus, so daß der hinterste Teil des harten Gaumens faltenfrei ist.

Erwähnt sei noch, daß der menschliche Gaumen eine in der Medianlinie verlaufende, nach hinten sich meist längs teilende Raphe aufweist, die noch über das faltenfreie hintere Gaumenfeld sich fortsetzt.

Bei eineiigen Zwillingen kann nur von einem begrenzten Grad der Übereinstimmung der Gaumenfalten gesprochen werden, jedoch scheint nach Schultz (1958) die Tendenz zur Irregularität und zur Faltenverzweigung oder -unterbrechung erblich bedingt zu sein.

Die Beispiele haben gezeigt, daß wir bei den Primaten alle Möglichkeiten der Faltenausbildung finden, von einem einfachen Primärtyp mit 7—8 Falten und einem symmetrischen Muster über Faltenvermehrung, Faltenverminderung, Bildung einer Mittelfurche durch Faltenunterbrechung bis hin zu Reduktionserscheinungen, die sich durch Asymmetrie des Musters, durch individuelle Variation der Faltenzahl, durch Gabelung oder Bildung von Teilstücken, vor allem aber auch durch starke Abflachung der Falten bemerkbar machen. Diese phylogenetische Entwicklungsrichtung führt damit zur völligen Funktionslosigkeit der Falten.

CHIROPTERA

(MICROCHIROPTERA)

Wie schon erwähnt, haben sich Kolenati (1860) und Robin (1881) mit den Gaumenfalten bei Chiropteren beschäftigt, ohne jedoch Abbildungen beigefügt zu haben. Retzius behandelt nur 4 Arten und gibt Abbildungen ihres Gaumenfaltenmusters.

Wir beginnen hier zuerst mit den Microchiropteren als den in vieler Hinsicht primitiveren, den Insectivoren recht nahe stehenden Formen. Das Gaumenfaltenmuster geht auf den Primärtyp zurück, wie wir ihn bei den Marsupialiern und Insectivoren angetroffen haben, oder läßt sich von ihm

ableiten. Jedoch kommt es bei einigen Gruppen zu erheblichen Differenzierungen und abweichenden Entwicklungen, wie man es wohl bei der Artenfülle und langen Isolierung erwarten kann. Bemerkenswerterweise sind bei den meisten Vertretern der Microchiropteren bis auf wenige Ausnahmen die hinteren Falten in der Mitte geteilt und die beiden Schenkel stark nach hinten umgebogen. Anhand einiger Beispiele sollen die verschiedenen Differenzierungen im folgenden dargelegt werden. Es wäre durchaus reizvoll, eine noch weit größere Anzahl von Arten einer Untersuchung zu unterziehen und auch die individuellen Abweichungen voll zu beachten. Dies aber sollte besser einer speziellen Bearbeitung vorbehalten bleiben, da ein solches Unterfangen den von uns gesteckten Rahmen weit überspannen würde.

Die Mehrzahl der Microchiropteren sind Insektenfresser. Einige haben sich auf besondere Nahrung spezialisiert; hierauf wird bei Behandlung der betreffenden Arten hingewiesen werden.

Rhinopomatidae

Rhinopoma microphyllum

Zwei untersuchte und völlig übereinstimmende Exemplare zeigen unmittelbar hinter der wulstigen Papillenregion eine schwach konvex nach vorn gebogene und in Höhe der Canini ansetzende Falte; sie ist durchgehend, jedoch in der Mitte ein wenig eingesenkt. Es folgen 5 unterbrochene Falten, deren Schenkel jeweils bogenförmig ansteigen und in der Mitte nach hinten wieder umbiegen. Dadurch entsteht eine mediane Gaumenrinne, wie wir sie bei vielen anderen Arten wiederfinden (Abb.36).

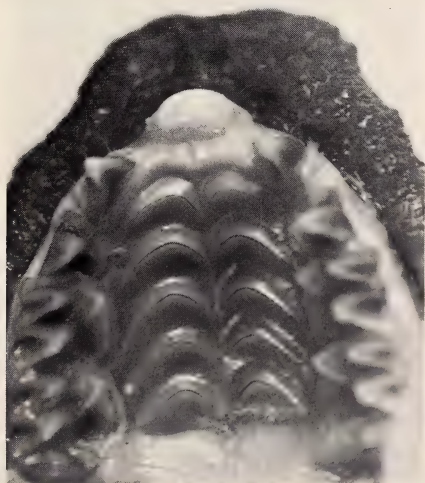


Abb. 36: *Rhinopoma microphyllum*

Emballonuridae

Coleura afra

Wie bei *Rhinopoma* ist die erste Falte dicht hinter der Papillenregion durchgehend. Es schließen sich im Gaumenraum zwischen dem 2. Prämolare und letztem Molar 5 in der Mitte unterbrochene Falten an, von denen die letzte nur mit 2 kurzen, nicht bis zu den Zahnreihen reichenden Schenkeln ausgebildet ist.

Rhynchonycteris naso

Rh. naso hat wie die vorhergehenden Arten 6 Falten. Die erste, in Höhe der Canini ansetzende, durchgehende und derbe Falte ist in der Mitte ein wenig nach hinten eingeknickt. Die 4 folgenden ebenfalls derben Falten sind in der Mitte unterbrochen; die 6. ist nur als wenig hervortretender ausgezackter Rand ausgebildet, der sich in Höhe des letzten Molaren quer über den Gaumen hinzieht. Drei untersuchte Tiere zeigen genau das gleiche Muster.

Saccopteryx bilineata

Diese Art zeigt den gleichen Verlauf der Gaumenfalten wie *Coleura*, also eine durchgehende und 5 geteilte und nach hinten umbiegende Falten, wobei die letzte 2 gut entwickelte Schenkel hat.

Taphozous

Drei von mir untersuchte Exemplare von *T. mauritianus* zeigen ein sehr übereinstimmendes Bild. Es sind 7 Falten zu erkennen, die ersten beiden sind kurz und nicht unterbrochen, die 4. bis 6. in der Mitte stets geteilt, die Schenkel der 3. und 7. Falte stoßen in der Mitte zusammen (Abb. 37).



Abb. 37: *Taphozous mauritianus*

Ein Exemplar von *Taphozous perforatus* und 2 von *T. nudiventris* unterscheiden sich im Gaumenfaltenmuster kaum von *mauritanus*. Bei *nudiventris* liegt die erste Falte sehr dicht hinter der Papilla palatina. Ferner ist die 3. Falte deutlich in der Mitte geteilt. Solche kleinen Unterschiede zu der vorhergehenden dürften wahrscheinlich auf individueller Variation beruhen und sind von untergeordneter Bedeutung. Erwähnt sei noch, daß bei einem *nudiventris*-Exemplar im Zwischenraum hinter der 2. und 3. Falte kleine höckerartige Papillen liegen.

Noctilionidae

Simpson hat nicht nur die Rhinopomatidae und Emballonuridae, sondern mit ihnen auch die Noctilionidae zur Überfamilie der Emballonuroidea vereinigt. Überraschenderweise hat nun die Untersuchung der beiden einzigen Vertreter der Noctilioniden gezeigt, daß ihr Gaumenfaltenmuster völlig verschieden ist.

Noctilio leporinus

Der relativ breite Gaumen ist von zahlreichen quer verlaufenden, ein wenig konvex nach vorn gebogenen, durchgehenden und dicht hintereinanderliegenden Falten ausgefüllt (Abb. 38). Unmittelbar hinter der kleinen zwischen den vordersten Incisivi gelegenen Papilla palatina verläuft eine bogenförmige Aufwölbung, die wohl als Abschluß der Papillenregion angesehen werden kann. Es folgen in ziemlich gleichen Abständen 10 Falten. Den Abschluß bilden einige kurze, teils seitlich, teils in der Mitte befind-



Abb. 38: *Noctilio leporinus*

liche unvollständige Fältchen, die vielleicht als Teilstücke zweier weiteren, jedoch rückgebildeten Falten angesehen werden können. Damit hätte *Noctilio* insgesamt 12 Falten, also eine ungewöhnlich hohe Zahl.

N. leporinus nährt sich außer von Insekten auch von Fischen, die mit den Fußkrallen von der Wasseroberfläche aufgenommen werden.

Auch der kleine Verwandte von *Noctilio leporinus*, *N. labialis*, hat ein ganz ähnliches Faltenmuster. Wenn die sich unmittelbar an die Papilla palatina anschließende kleine Falte nicht mitgezählt wird, kommen wir wie bei der großen Art auf etwa 12 Falten, die sämtlich ungeteilt sind (Abb. 39). Die 9. und 10. Falte sind bei dem mir vorliegenden Exemplar nur als kurze in der Mitte gelegene Bogen ausgebildet, die seitlich nicht bis an die Zahnreihen heranreichen.

N. albiventer nährt sich von Insekten (vgl. Walker, 1964).



Abb. 39: *Noctilio labialis*

Nycteridae

Nycteris

Die Schlitznasen-Fledermäuse bilden eine in sich gut geschlossene Gattung. Das Gaumenfaltenmuster ist sehr einfach. Die beiden hier abgehandelten Arten haben 6 Falten. Der bei Retzius abgebildete Gaumen von *N. sp.* läßt 7 Falten erkennen. Wie unten gezeigt, scheint eine gewisse Tendenz zur Bildung einer zusätzlichen Falte zu bestehen. Die von Robin (1881) für *N. thebaica* und *N. revouillii* gegebene Beschreibung ist mißverständlich, da seine ersten „deux plis latéraux“ offenbar zu den neben der Papilla palatina liegenden Aufwallungen, also zur Papillenregion gehören. Die von Robin dann erwähnten, sich nach hinten anschließenden 6 Falten dürften der Beschreibung nach unseren 6 Falten entsprechen.

Bei 3 untersuchten Exemplaren von *Nycteris macrotis aethiopica* stimmt das Gaumenfaltenmuster bis auf kleine individuelle Variationen überein (Abb. 40). Die flach horizontal verlaufende Papillenregion liegt unmittelbar hinter der Reihe der 4 I. Es ist eine Mittelpapille zu unterscheiden, an die

Abb. 40: *Nycteris macrotis*

sich seitlich je eine kleinere und eine größere höckerartige Erhebung anschließt. Die 6 dahinter folgenden Gaumenfalten sind in der Mitte unterbrochen, jedoch berühren sich die Schenkel der ersten und letzten in der Mitte. Die vordersten Falten biegen in der Mitte scharf nach hinten um, während die hinteren Falten zur Mitte schräg nach vorne ansteigen. Es besteht bei einem Exemplar die Tendenz zur Bildung einer Zwischenfalte zwischen vorletzter und letzter in Form eines dünnen kurzen Fältchens.

Das Gaumenfaltenmuster von *Nycteris hispida* entspricht dem von *macrotis*, doch ist bei den untersuchten 5 Exemplaren die erste Falte zusammenhängend und in der Mitte spitz nach hinten gerichtet. Die vorletzte Falte ist meist sehr schwach entwickelt und reicht weniger weit zur Mitte.

Megadermatidae

Es konnten die 5 zu je einer Gattung gehörenden Vertreter der Megadermatiden untersucht werden, wobei sich herausstellte, daß sich alle durch eine zwar etwas unterschiedliche, aber im Vergleich zu der vorhergehenden Familie sehr hohe Gaumenfaltenzahl auszeichnen. Es handelt sich um größere bis große Arten mit kräftigem Gebiß, was einige dazu befähigt, selbst kleine Wirbeltiere zu jagen.

Lavia frons

Die Papillenregion dieser in Afrika weitverbreiteten und in 4 Exemplaren untersuchten Art besteht aus einzelnen rundlichen Erhebungen, die nach hinten etwas bogenförmig angeordnet sind, ohne daß diese Bildung jedoch als Falte angesehen werden soll. Etwa in der Mitte der großen Canini liegt die erste, in Höhe des 3. Molaren die letzte Falte. Im ganzen sind 9 bis 10 Falten vorhanden, die sämtlich durchgehend, zum Teil aber in der Mitte leicht nach hinten eingeknickt sind oder eine leichte Eindellung zeigen. Die hinterste Falte nimmt einen gewellten Verlauf.

Cardioderma cor

C. cor ist wie die vorhergehende Art in ihrer Verbreitung auf Afrika beschränkt. Das Gaumenfaltenmuster ist sehr ähnlich dem von *Lavia*. Die Zahl der Falten beträgt bei dem vorliegenden Exemplar 10; außerdem befindet sich zwischen der 8. und 9. Falte jederseits eine kurze, seitlich ansetzende Zwischenfalte.

Megaderma spasma

Von der in Vorder- und Hinterindien bis Sumatra, Borneo und den Philippinen verbreiteten Art wurden 3 Exemplare untersucht. Die Zahl der Falten beträgt mindestens 11, von denen die vorderen jedoch in ihrem Verlauf etwas gestört sind und daher nicht immer eine symmetrische Anordnung zeigen. Dadurch ist auch die klare Trennung von der Papillarregion verwischt. Charakteristisch ist zum Unterschied von den vorhergehenden Arten, daß die Falten in der Mitte unterbrochen, also in 2 seitliche Schenkel zerlegt sind.

Lyroderma lyra

Die in Vorderindien, Ceylon und Südchina vorkommende Art zeigt die höchste Faltenzahl unter allen Familienangehörigen (Abb. 41). Man zählt etwa 15 bis 16 Falten, die in der Mitte ebenfalls unterbrochen sind. Im vordersten Teil des Gaumens zwischen den Canini und den ersten Prämolaren ist das Gaumenfaltenmuster bei den 2 untersuchten Exemplaren so gestört, daß eine genaue Eruierung der ersten Falten sehr erschwert ist.

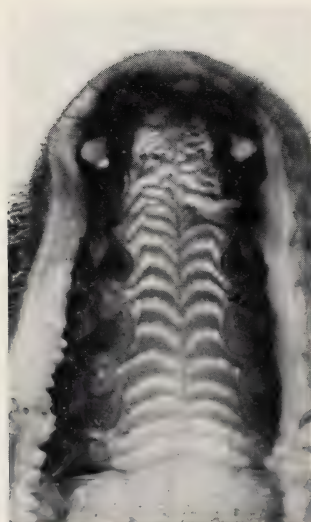


Abb. 41: *Lyroderma lyra*

Macroderma gigas

Bei dem einen von mir untersuchten Stück der in Australien lebenden Art tritt die vordere Gaumenpartie zwischen den großen Incisiven als erhabenes Feld, bedeckt mit einzelnen kleinen Höckerchen, in Erscheinung, wobei zunächst dahingestellt bleiben muß, ob dies der normalen Bildung entspricht. Die Zahl der das dahinterliegende Gaumenfeld ausfüllenden Falten beträgt etwa 10 bis 11. Die Falten selbst sind in der Mitte geteilt, jedoch im vorderen Gaumenbereich nicht ganz symmetrisch; einige sind hier nur als kurze seitliche oder nach der Mitte zu verlagerte Teilstücke ausgebildet.

Rhinolophidae

Das Gaumenfaltenmuster der untersuchten Hufeisennasen ist im Prinzip völlig übereinstimmend und dadurch gekennzeichnet, daß sämtliche Querspalten in der Mitte unterbrochen sind, so daß eine senkrechte Mittelfurche gebildet wird; nur bei der ersten Falte kommt es gelegentlich vor, daß die beiden Schenkel in der Mitte zusammenstoßen. Die Anzahl der Falten schwankt zwischen 6 und 7, wie die folgenden Beispiele zeigen. Allgemein sind die vorderen Falten dick und derb, nehmen dann nach hinten an Dicke ab, und die letzten sind schmal und ihre Oberkante ist etwas gewellt. Die Papillarregion zeigt eine deutlich ausgebildete, bei den Arten etwas unterschiedlich geformte Papilla palatina mit 2 seitlichen kleinen Ausläufern.

Rhinolophus

Die etwas oval geformte Papilla palatina schiebt sich bei *Rh. alcyone* zwischen die getrennt stehenden kleinen Incisiven; seitlich lehnt sich je eine längliche Aufwölbung an. Es folgen 6 unterbrochene Falten, die den ganzen Bereich des harten Gaumens bedecken. Nur die Schenkel der ersten sehr derben Falte berühren sich in der Mitte. Die Schenkel der Falten 1 bis 3 sind in der Mitte leicht nach hinten gebogen, die Schenkel der 4. und 5. Falte verlaufen mehr oder weniger waagrecht, die der letzten steigen ein wenig nach vorn an. Der letzte Molar liegt noch weit hinter der letzten Falte, die etwa in der Mitte des breiten M² ansetzt.

Bei *Rhinolophus hildebrandtii* (Abb. 42) hat die Papilla palatina die Form einer nach hinten gerichteten kurzen Pfeilspitze. Die Zahl der Falten beträgt ebenfalls 6; die Anordnung und der Verlauf gleicht denen von *Rh. alcyone*, nur sind hier auch die Schenkel der ersten Falte in der Mitte völlig getrennt, ein Unterschied, der kaum von Bedeutung sein dürfte und beim Vorliegen eines größeren Materials zweifellos in den Rahmen der individuellen Variation fällt.

Bei 4 untersuchten Exemplaren von *Rh. alticolus* sind wiederum nur 6 Falten vorhanden, die sämtlich in der Mitte geteilt sind und den gleichen,



Abb. 42: *Rhinolophus hildebrandtii*

offenbar für *Rhinolophus* typischen Verlauf zeigen. Es zeigt sich jedoch bei einem 5. Exemplar auf der rechten Seite zwischen der vorletzten und letzten Falte die Anlage einer kurzen Zwischenfalte, womit die Tendenz zur Ausbildung von 7 Falten zutage tritt.

Die Falten von *Rh. clivosus* verlaufen in der bereits beschriebenen Weise, jedoch haben sich bei dem untersuchten Exemplar auf beiden Seiten zwischen den Schenkeln der vorletzten und letzten Falte kurze Faltenstücke ausgebildet, die seitlich nicht bis an die Zahnreihe heranreichen. Mithin könnten wir hier von der Ausbildung von 7 Falten sprechen.

Übereinstimmend sind bei *Rh. ferrum-equinum* (3 Exemplare) und *euryale* (1 Exemplar) 7 Gaumenfalten ausgeprägt, von denen die vorletzte etwas verkürzte Schenkel hat, die nicht so weit wie die übrigen an die Medianlinie heranreichen.

Die 2 untersuchten Stücke von *Rh. hipposideros* haben 7 Falten, von denen die Schenkel der beiden ersten sich in der Mitte berühren. Auch die 6. Falte, die bei den beiden vorhergehenden Arten nur verkürzt ausgebildet ist, ist ebenso lang wie die 5. und 7.

Bei *Rh. denti* sind 7 voll ausgebildete Falten vorhanden, die in der Mittellinie sämtlich unterbrochen sind. Die Dicke und Derbheit der Falten nimmt wieder von vorn nach hinten ab.

Hipposideridae

Das Gaumenfaltenmuster der untersuchten Hipposideriden weicht von dem der in ihre nähere Verwandtschaft (Überfamilie Rhinolophoidea) gestellten Rhinolophidae dadurch ab, daß die meisten Falten in der Mitte nicht geteilt sind, so daß keine durchlaufende vertikale Furche ausgebildet ist. Die Faltenzahl kann bei den einzelnen Arten unterschiedlich sein.

Ein Exemplar von *Hipposideros commersoni* *gigas* zeigt das in Abb. 43 wiedergegebene Gaumenfaltenmuster. Bemerkenswert ist, daß die 7. Falte nur als kurze mittlere Querleiste ausgebildet ist. Hinter der Papillenregion liegt zwischen C und M² das aus 8 kräftigen durchgehenden Leisten bestehende Faltenfeld. Der letzte kleine Molar liegt jenseits des Faltenbe-



Abb. 43: *Hipposideros commersoni*

reichs und — wie am präparierten Schädel zu erkennen — hinter dem Abschlußbogen des harten Gaumens.

Bei einem untersuchten erwachsenen Exemplar (♀) von *H. camerunensis* zeigen die Gaumenfalten annähernd die gleiche Anordnung wie bei der vorhergehenden Art. Es ist jedoch der Verlauf der 6. Falte etwas gestört, indem diese auf der rechten Seite „zerbrochen“ ist; damit dürfte im Zusammenhang stehen, daß auch die 7. kurze Falte etwas aus der Mitte verlagert ist. Bemerkenswerterweise zeigt eine sehr ähnliche Störung auch der dem Muttertier entnommene Embryo.

Vier untersuchte Exemplare von *H. caffer* in der Rasse *angolensis* aus Südwestafrika haben übereinstimmend 9 gut ausgebildete Falten, die den Gaumenraum zwischen den Canini und den M^2 ausfüllen; M^3 liegt auch hier noch hinter der letzten Falte. Nur die erste in Höhe der Canini ansetzende Falte ist in der Mitte unterbrochen; alle anderen sind durchgehend. Die ersten verlaufen in einem leicht konvex nach vorn gerichteten Bogen, der dann bei den hinteren, sehr eng beieinanderstehenden Falten immer flacher wird; die letzten Falten sind horizontal gerichtet. Besonders die ersten 3 Falten sind sehr derb entwickelt.

Bei weitgehender Übereinstimmung mit der vorhergehenden Art sind bei *H. ruber guineensis* nur 8 Falten gut ausgeprägt, die 9. Falte ist als dünne durchgehende Leiste teils mehr, teils weniger deutlich sichtbar. Bei 12 von Westkamerun (Kumba) stammenden Tieren tritt sie kaum hervor, bei einigen Stücken vom Kamerunberg (Buea) dagegen etwas klarer. Fünf von Fernando Poo untersuchte Exemplare zeigen die 9. Falte nur angedeutet, gewissermaßen nur als eine den Gaumen quer durchziehende Linie.

Bei *H. armiger* ist die Papilla palatina wieder als große längliche mediane Erhebung deutlich ausgebildet; seitlich lehnt sich je eine große, bis zu den Incisivi reichende Anschwellung an. Unterhalb der Papilla, etwa in der Mitte der Canini, setzen beiderseits faltenähnliche, in der Mitte sich berührende, längliche Verdickungen an, die wir analog zu Verhältnissen bei den übrigen Gattungsangehörigen wohl als erste Falte ansehen müssen, auch wenn sie bei dem einen zur Verfügung stehenden Präparat nicht so scharf abgegrenzt sind wie die 7 nachfolgenden durchgehenden Falten. Wir hätten dann insgesamt 8 Gaumenfalten, wie bei den anderen großen Vertretern der Gruppe. Die letzte Falte ist jedoch wiederum nur als dünnes Fältchen ausgebildet.

Vier von Neuguinea stammende Exemplare von *H. galeritus* lassen ebenfalls 8 Falten erkennen; auch hier tritt die letzte wiederum nur als dünner horizontaler Saum in Erscheinung.

Asellia tridens

Es konnten 22 Exemplare aus Senegal, 4 aus Tunesien und 11 aus Ägypten untersucht werden. Dank diesem reichen Material war es möglich, die bei *Asellia* beobachtete individuelle Variation der Gaumenfaltenzahl etwas genauer zu untersuchen. Von den Senegaltieren haben 17 die Faltenzahl 6, wobei es charakteristisch ist, daß die vorletzte Falte in der Regel kurz ist und ähnlich wie bei manchen Rhinolophiden seitlich nicht ganz bis an die Zahnreihen heranreicht (Abb. 44); bei 2 Exemplaren ist diese vorletzte Falte nur auf einer Seite ausgebildet; weiterhin ist bei einem Exemplar einseitig, bei einem anderen doppelseitig, zwischen der 3. und 4. Falte ein kurzes Faltenstück zwischengelagert und schließlich hat ein Exemplar 5 gut



Abb. 44: *Asellia tridens*

ausgebildeten Falten und zwischen der 4. und 5. Falte und hinter der 5. je 2 kurze Faltenstücke; es zeigt also die Tendenz zur Ausbildung von 7 Falten.

Bei den 4 Tunesiern haben 2 Tiere 6 Falten, wobei bei dem einen Tier die 6. nur einseitig ausgebildet ist; die beiden anderen Exemplare haben 7 Falten.

Von 11 Exemplaren aus Ägypten haben nur ein Exemplar 7, die übrigen 6 Falten.

Coelops frithi

Das von Yoshiyuki (1968) nach zwei Exemplaren beschriebene Gaumenfaltenmuster von *C. frithi* von Formosa (Subsp. *formosanus*) ist ganz anders gestaltet und fällt aus dem bisherigen Rahmen völlig heraus. Der Autor beschreibt es mit folgenden Worten: „There is a ridge on the middle line of the anterior portion of the palate, running from the level of posterior portion of P⁴ to that of canines, then it is divided into two ridges and extends to the bases of the incisors. This median ridge is crossed by two transversal ridges at levels of P² and P⁴. Between the first molars, there is a large wedgeshaped ridge connected by two narrow ridges running from the posterior corners of M¹. The posterior portion of the palate is covered by a complicated mesh of ridges“ (p. 4). Ein mir vorliegender Gaumenabguß der gleichen Art zeigt ebenfalls im hinteren Gaumenbereich ein netzwerkartiges Muster.

Es ist zunächst schwer, eine plausible Erklärung für die abweichende Gaumenfaltenbildung zu finden. Diese schwanzlose Art wäre einer genaueren Untersuchung wert. Nach den bisherigen Erfahrungen zeugen abweichende Gaumenfaltenmuster für eine lange Eigenentwicklung.

Phyllostomidae

Die neuweltlichen Blattnasen sind meist insectivor, einige führen offenbar eine omnivore, andere eine frugivore Lebensweise; schließlich gibt es auch Blütenbesucher. Eine besondere Beziehung des Gaumenfaltenmusters zur Ernährungsweise kann kaum festgestellt werden. Das Muster zeichnet sich dadurch aus, daß wieder die hinteren Falten in der Mitte unterbrochen sind.

Mormoops megalophylla

Es sind bei dem einen untersuchten Exemplar 8 Falten zu erkennen (Abb. 45). Die hinter der nur undeutlich ausgeprägten Papillenregion in



Abb. 45: *Mormoops megalophylla*

Höhe der Canini gelegene erste Falte ist durchgehend dünn, und leicht konvex nach vorn gebogen. Die nächsten 6 Falten sind in der Mitte durch eine sehr enge Spalte geteilt und ihre Schenkel sind hier mehr oder weniger stark nach hinten umgebogen. Die letzte Falte verläuft horizontal.

Mimon bennetti

Die von Walker (nach Peters, 1880) abgebildete Gaumenhälfte zeigt 7 Gaumenfalten, von denen die hinteren ebenfalls in der Mitte stark nach hinten eingebogen sind.

Macrophyllum macrophyllum

Nach der von Harrison und Pendleton (1974) gegebenen Beschreibung und Abbildung sind 7 Falten vorhanden. Von ihnen sind die beiden ersten durchgehend und verlaufen in geschwungenem Bogen quer über den Gaumen. Die 4 folgenden Falten sind in der Mitte stark nach hinten umgebogen und geteilt. Die letzte, weniger stark hervortretende Falte ist wieder durchgehend und hat einen gezähnelten Rand.

Phyllostomus discolor

Es stand ein Exemplar für die Untersuchung zur Verfügung. Die Faltenzahl beträgt 7, wobei die in Höhe der Canini ansetzenden, vor allem seitlich deutlich entwickelten Bogenenden als erste Falte angesehen werden. Die 2. Falte verläuft nach vorn konvex, die 3. ist in der Mitte spitz nach hinten gebogen. Die nächsten 3 Falten sind in der Mitte geteilt und ebenfalls nach hinten umgeschlagen. Die letzte Falte tritt nur wenig hervor, ist durchgehend und in der Mitte nach hinten gewinkelt (Abb. 46).



Abb. 46: *Phyllostomus discolor*



Abb. 47: *Glossophaga soricina*

Trachops cirrhosus

Die von Peters (1880) gegebene Zeichnung einer Gaumenhälfte läßt 7 Falten erkennen.

Glossophaga soricina

Beide vorliegenden Exemplare zeigen übereinstimmend 8 Falten, von denen die ersten 3 durchgehend und konvex nach vorn gebogen sind; die 4. ebenfalls durchgehende Falte ist in der Mitte eingeknickt. Die letzten 4 Falten sind unterbrochen und ihre Schenkel in der Mitte nach hinten gebogen. Sehr bemerkenswert ist, daß sich bei dem einen Tier unmittelbar hinter der ersten bis 7. Falte, bei dem 2. Exemplar hinter der 3. bis 7. Falte jeweils eine kleine Nebenfalte befindet (Abb. 47).

Die Gattung gehört zu den südamerikanischen Formen, die außer Insekten auch Nektar aufnehmen und in Anpassung daran eine zum Teil extrem starke Verlängerung des Rostrums zeigen.

Carollia perspicillata

Unmittelbar hinter den Incisiven und zwischen dem vorderen Teil der mächtigen Canini befindet sich ein Feld von sehr kleinen höckerartigen Papillen; eine große Papilla palatina ist bei dem zur Verfügung stehenden Exemplar nicht zu erkennen. Es sind 6 gut ausgebildete derbe Gaumenfalten vorhanden, von denen die 3. bis 6. in der Mitte unterbrochen sind. Eine dünne, kaum hervortretende 7. Falte — sofern sie überhaupt noch als solche anzusehen ist — bildet den Abschluß. Besonders auffallend sind die Papillenreihen, die sich auf der Hinterseite der 2. bis 5. Falte und auf der Vorderseite der 6. Falte befinden. Die Zahl dieser knöpfchenartigen Kleinstpapillen beträgt auf der Vorderseite jeweils 6 bis 8 und auf der Hinterseite etwa 5 bis 6.

Vampyrops vittatus

Nach der von Peters (1880) gegebenen Zeichnung einer Gaumenfaltenhälfte sind bei dieser Art 7 Falten vorhanden, von denen die ersten 3 einen größeren Abstand voneinander haben. Die letzten 4, in der Mitte stark nach hinten gebogenen Falten liegen enger beieinander.

Artibeus jamaicensis

Die erste zwischen den Canini und P¹ ansetzende Falte steigt nach vorn an, die 2. ist in der Mitte nach hinten eingeknickt; beide sind durchgehend. Es folgen 3 in der Mitte unterbrochene Falten. Dahinter erkennt man auf beiden Seiten ein Feld von kleinen Körnchen, die eine faltenartige Anordnung erkennen lassen. Weiteres Material wäre notwendig, um festzustellen, ob es sich um eine regelmäßige Erscheinung handelt.

Desmodontidae

Die Vertreter dieser den Phyllostomiden nahestehenden Familie sind als Blutsauger oder besser Blutlecker bekannt und ganz an Blutnahrung angepaßt. Um so bemerkenswerter ist, daß die beiden untersuchten Arten Gaumenfalten besitzen. Ihre Bedeutung ist in diesem Falle besonders problematisch. Man kann jedoch annehmen, daß durch die mediane Rinne, die durch das Umbiegen der Faltenschenkel gebildet wird, das Blut zum Schlund abgeleitet wird.

Desmodus rotundus

Die Region der Papilla palatina tritt nur sehr undeutlich mit kleinen Erhebungen in Erscheinung. Die beiden vordersten Falten sind sehr kurz, die

erste ist durchgehend und im spitzen Winkel nach hinten gerichtet, die 2. ist in 2 Schenkel aufgelöst, ebenso wie auch die 5 nachfolgenden, die jedoch wesentlich kräftiger und entsprechend der größeren Gaumenbreite länger sind. Die Schenkel biegen in der Mitte nach hinten um (Abb. 48). Bei einem 2. Tier ist die letzte Falte in einige Teilstücke zerfallen.



Abb. 48: *Desmodus rotundus*

Diaemus youngi

Das Gaumenfaltenmuster stimmt fast genau mit dem der vorhergehenden Art überein, jedoch treten die Falten nur als sehr flache Erhebungen hervor. Ferner sind bei dem einen untersuchten Exemplar die Schenkel in der Mitte näher aneinandergerückt; bei der 3. Falte berühren sie sich in der Mitte.

Natalidae

Natalus

Die beiden von Harrison und Pendleton (1973) abgehandelten Arten *stramineus* und *micropus* haben ein ähnliches Muster. Die relativ hohe Zahl der von den Canini bis in den postdentalen Raum des Gaumens reichenden Falten beläuft sich bei der erstgenannten auf 10, bei letzterer auf 9. Die hinteren Falten sind bei beiden in der Mitte unterbrochen. Bemerkenswert ist die starke mediane Verbreiterung der 2. Falte, ein Merkmal, das besonders bei *micropus* auffällt.

Furipteridae

Amorphochilus schnablii

Die vorliegende Art wurde u. a. von Walker (1964) zu den Furipteriden gestellt. Nach der von Peters (1880) gegebenen Abbildung (rechte Gaumenhälfte) sind 6 gut ausgebildete Falten zu erkennen, von denen die ersten

beiden offenbar nicht unterbrochen sind und in leichtem Bogen konvex nach vorn verlaufen, während die hinteren 4 offenbar in der Mitte geteilt und nach hinten eingebogen sind.

Thyropteridae

Thyroptera albiventer

Das eine mir vorliegende Exemplar hat 8 Gaumenfalten (Abb. 49) und zeigt folgendes Muster: Die ersten 5 Falten sind durchgehend; die erste steigt im stumpfen Winkel nach vorn an, die 2. und 3. bilden einen schwach konvex nach vorn gerichteten Bogen und die 4. und 5. Falte sind in der Mitte nach hinten eingeknickt. Die hinteren 3 Falten sind in der Mitte geteilt und ihre Schenkel nach hinten eingebogen.

Myzopodidae

Myzopoda aurita

Der Gaumen des einzigen auf Madagaskar vorkommenden Vertreters der Gattung und Familie ist von Thomas (1904) abgebildet. Es sind 7 Falten zu erkennen, von denen nur, in Höhe der vorderen Prämolaren ansetzend, die erste in leicht nach vorn geschwungenem Bogen verläuft. Die 6 übrigen sind in der Mitte unterbrochen und ihre Schenkel nach hinten umgebogen, so daß eine deutliche Längsfurche entsteht (Abb. 50).

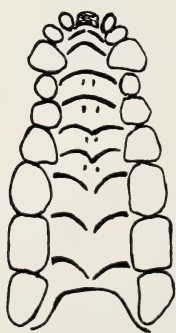


Abb. 49 (links): *Thyroptera albiventer*



Abb. 50 (rechts): *Myzopoda aurita* (nach Thomas)

Vespertilionidae

Es besteht innerhalb der weltweit verbreiteten Familie weitgehende Übereinstimmung im Gaumenfaltenmuster, wenigstens bei den hier untersuchten Vertretern der Gruppe. Die vorderen Falten sind nach vorn gebogen und

ungeteilt, die hinteren meist in der Mitte unterbrochen und hier mehr oder weniger scharf nach hinten umgebogen. Die Papillarregion ist unterschiedlich deutlich ausgeprägt, soll jedoch hier nicht genauer beschrieben werden.

Myotis

Bei den 5 untersuchten Exemplaren von *M. myotis* stimmt das Faltenmuster weitgehend überein (Abb. 51). Es sind 7 Falten vorhanden. Auf die umfangreiche, zwischen und hinter den Incisiven gelagerten Papillenregion



Abb. 51: *Myotis myotis*

folgen 2 oder 3 zusammenhängende, konvex nach vorn verlaufende Falten. Die nächsten Falten sind in der Mitte geteilt und nach hinten eingebogen. Die 7. Falte ist weniger markant ausgeprägt und ihre in der Mitte zusammenstoßenden oder vereinigten Schenkel sind nur kurz und reichen nicht bis zum seitlichen Gaumenrand. Dieses Merkmal gilt für alle untersuchten Gattungsangehörigen.

Das Faltenmuster von *M. daubentoni*, *emarginatus* und *mystacinus* stimmt nahezu völlig mit dem von *M. myotis* überein. Nur bei *M. dasycneme* hat die Untersuchung von 2 Exemplaren ergeben, daß nicht 7, sondern 8 Gaumenfalten vorhanden sind, wobei es zu einer Vermehrung der unterbrochenen hinteren Falten um eine weitere gekommen ist. Zur Feststellung der individuellen Variationsbreite müßte jedoch ein größeres Material herangezogen werden.

Pipistrellus

Das Gaumenfaltenmuster von *P. pipistrellus* hat bereits Retzius genauer beschrieben. Seine Angaben stimmen mit meinen eigenen Beobachtungen gut überein. Hinter der umfangreich ausgebildeten Papillenregion findet man 2 durchgehende Falten, von denen die erste in der Höhe der Caninen ansetzt, horizontal verläuft oder leicht konvex nach vorn gebogen ist; die 2. zeigt in der Mitte eine Einbiegung nach hinten. Es folgen 5 geteilte und in der Mitte nach hinten umgebogene Falten. Ein untersuchtes Exemplar von

P. nanus von Südwestafrika zeigt die gleiche Anordnung und Anzahl der Gaumenfalten wie *P. pipistrellus*.

Eptesicus

Wie bei *Pipistrellus* können wir auch bei den 3 untersuchten *Eptesicus*-Arten, *serotinus*, *capensis* und *zuluensis*, 7 Gaumenfalten feststellen: 2 durchgehende vordere, beide in der Mitte nach hinten eingeknickt oder geschwungen, während die nächsten 4 in der Mitte unterbrochen und nach hinten umgebogen sind. Die letzte ist bei dem von mir untersuchten Exemplar von *serotinus* in der Mitte nicht unterbrochen, sondern nur nach hinten gewinkelt, dagegen bei den beiden anderen Arten in 2 kurze Schenkel geteilt, die die seitliche Abgrenzung nicht erreichen.

Scotophilus nigrita

Sämtliche 7 Falten sind in der Mitte nach hinten eingeknickt, dabei sind die ersten beiden durchgehend, die nächsten 4 durch einen sehr schmalen Spalt unterbrochen, und die letzte, an der Seite stark verkürzte, ist wiederum durchgehend.

Nyctalus noctula

Die 7 Gaumenfalten teilen sich auf in 2 vordere durchgehende, in der Mitte nach hinten eingeknickte und 5 unterbrochene, in der Mitte nach hinten umgebogene Falten, wobei die Schenkel der letzten wiederum nur sehr kurz sind (Abb. 52).



Abb. 52: *Nyctalus noctula*

Plecotus auritus

Das Gaumenfaltenmuster gleicht in Verlauf und Zahl der Falten weitgehend der vorgenannten Art, die letzte Falte ist jedoch bisweilen nur undeutlich ausgeprägt.

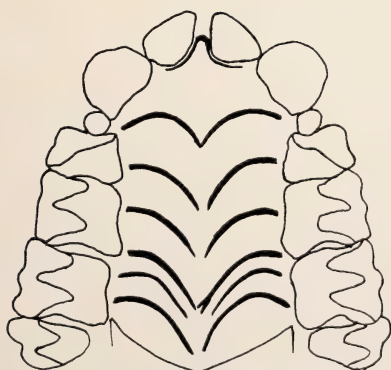
Miniopterus schreibersi

Wir können ebenfalls 7 Falten unterscheiden: 2 durchgehende und 5 unterbrochene, wobei jedoch die Schenkel der 3. Falte in der Mitte zusammenstoßen.

Molossidae*Tadarida*

Die von mir in einem oder mehreren Exemplaren untersuchten alt- und neuweltlichen Vertreter der Gattung, ebenso wie 2 von Fenton und Peterson (1972) abgebildete Gattungsangehörige haben sämtlich ein sehr ähnliches Gaumenfaltenmuster, das sich durch geringe Faltenzahl und Unterbrechung der hinteren Falten auszeichnet. Es sind 5 bis 6 Falten vorhanden, wobei der Unterschied nicht unbedingt arttypisch sein muß, sondern auf individueller Variation beruhen kann. Die Abb. 53 zeigt den Verlauf der Falten von *T. nigeriae*. Ich gebe hier eine Übersicht über die Faltenzahl bei afrikanischen, asiatischen, australischen und neuweltlichen Arten (ohne Rücksicht auf die Gliederung in Untergattungen):

Verbreitung	Art	Faltenzahl
Afrika	<i>aegyptiacus</i>	6
	<i>pumila</i>	6
	<i>nigeriae</i>	6
	<i>condylura</i>	6
	<i>aloyisiabaudiae</i>	6
	<i>russata</i>	6
Asien	<i>plicata</i>	6
	<i>sarasinorum</i>	6
Australien	<i>loriae</i>	5
Amerika	<i>brasiliensis</i>	5
	<i>molossa</i>	6

Abb. 53: *Tadarida nigeriae*Abb. 54: *Molossus rufus*

Platymops petrophilus

Das Gaumenfaltenmuster mit 5 Falten gleicht weitgehend dem von *Tadarida brasiliensis*. Auch hier sind die Falten in der Mitte stark nach hinten umgebogen; bei den beiden ersten berühren sich die Schenkel in der Mitte, bei den hinteren sind sie getrennt.

Cheiromeles torquatus

Ein untersuchtes Exemplar von den Philippinen hat die ersten 5 Falten median nach hinten eingeknickt; sie treten sehr markant hervor mit scharfem oberen Rand. Die Schenkel der ersten 4 sind in der Mitte vereinigt, die der 5. getrennt. Eine 6. Falte mit unsymmetrisch verlaufenden Schenkeln ist nur durch schwache Aufwölbungen angedeutet.

Otomops martiensseni

Dieser afrikanische Vertreter der Gattung *Otomops* zeichnet sich, wie auch die beiden folgenden, durch etwas höhere Faltenzahl aus. Insgesamt können wir 8 Falten unterscheiden. Die ersten beiden sind durchgehend und in der Mitte leicht nach hinten eingeknickt, die übrigen sind geteilt und scharf nach hinten umgebogen. Die letzte Falte ist nur in 2 kurzen seitlichen Schenkeln ausgebildet.

Molossus

Die untersuchten Vertreter der neuweltlichen Gattung, *ater*, *major* und *rufus*, zeichnen sich durch 9 Gaumenfalten aus, die sämtlich in der Mitte unterbrochen und nur flach angelegt sind. Sie sind leicht konvex nach vorn gebogen (Abb. 54).

Eumops trumbulli

E. trumbulli von Kolumbien hat wie *Molossus* 9 Falten, von denen die aboralen sehr eng beieinanderstehen.

MEGACHIROPTERA

Bei den Megachiropteren ist das Gaumenfaltenmuster seit langem beachtet und, da bemerkenswerte Unterschiede auftreten, bei der taxonomischen Bearbeitung als Art-, Gattungs- und Familienmerkmal verwendet worden. Wir finden sehr ursprüngliche, aber auch sehr differenzierte Muster; sogar innerhalb einer Gattung (z. B. *Epomophorus*) kann es, worauf bereits von Andersen (1912) hingewiesen wurde, zu charakteristischen Verschiedenheiten kommen. Wohl für alle Flughunde ist festzustellen, daß wir neben den interdentalen auch postdentale Falten finden. Die bei den meisten Arten auftretende unterschiedliche Form der Falten im vorderen und hinteren Gaumenteil hat dazu geführt, daß für manche Arten oder Gattungen eine

Gaumenfaltenformel gebraucht wird, auf die wir bei Besprechung einzelner Arten noch zurückkommen werden. Es erscheint wichtig, im folgenden auch die Unterfamilien anzugeben.

Die meisten Flughunde sind ausschließlich Fruchtfresser, wobei manche mehr oder weniger nur den Fruchtsaft aufnehmen. Einige sind Blütenbesucher und nehmen zusätzlich oder ausschließlich Nektar und wohl auch Pollen auf.

Pteropidae **(Pteropinae)**

Eidolon helvum

Für diese Art wurde von Andersen (1912) die Gaumenfaltenformel 4-3-3 angegeben; das bedeutet: Es sind 4 vordere durchgehende, 3 mittlere geteilte und 3 im hinteren Teil des harten Gaumens gelegene und wiederum durchgehende Falten vorhanden, also insgesamt 10. Wie Abb. 55 zeigt, setzt die erste Falte am Hinterrand der Caninen an, die 2. am Hinterrand von P^1 , die 3. in der Mitte von P^3 , die 4. am Vorderrand von P^4 , die 5. zwischen P^4 und M^1 und die 6. bereits hinter M^2 , jedoch ragen ihre ansteigenden Schenkel noch in den Zahnbereich hinein. Die 7. Falte liegt im postdentalen Raum, ebenso wie die 3 letzten dicht aufeinander folgenden Falten. Die 5 letzten Falten sind mit ihren stark gezähnelten Rändern nach vorn gerichtet. Dieses Muster (Abb. 55) wurde weitgehend übereinstimmend bei vielen untersuchten Exemplaren gefunden. Es könnte vielleicht angenommen werden, daß mit Hilfe der letzten, gezähnelten Falten der Saft aus dem zerkauten Fruchtfleisch ausfiltriert wird und daß die festeren oder faserigen Teile zurückbleiben und ausgespuckt werden.

Rousettus

Nach Andersen (1912) variiert das Gaumenfaltenmuster bei den einzelnen Spezies, in geringem Maße aber auch gelegentlich innerhalb der Art. Häufig finden sich — von vorn nach hinten gezählt — 4 durchgehende Falten, 3 unterbrochene und eine isoliert stehende und das Muster abschließende durchgehende, was der Formel 4-3-1 entsprechen würde. Dieses Muster findet sich z. B. bei den asiatischen Arten *leschenaulti*, *seminudus*, *amplexicaudatus* und *celebensis*, aber auch bei einigen afrikanischen Spezies. Bisweilen ist schon die 4. Falte unterbrochen, was die Formel 3-4-1 ergibt. Ferner kann es zur Ausbildung einer zusätzlichen unterbrochenen Falte kommen: Formel 4-4-1, oder es sind 2 durchgehende hinterste Falten vorhanden: 4-3-2. Zu erwähnen ist, daß die hinteren Falten (vgl. Abb. 56) nicht glatt verlaufen, sondern wie bei *Eidolon* einen gezähnelten Rand besitzen.

Die nachfolgende Beschreibung betrifft die von mir selbst untersuchten Arten. Da von *R. aegyptiacus* und *R. angolensis* eine größere Zahl von

Abb. 55: *Eidolon helvum*

Exemplaren zur Verfügung stand, kann bei diesen beiden Arten auf die individuelle Variation eingegangen werden.

Von 18 untersuchten Exemplaren der Nominatrasse von *Rousettus aegyptiacus* haben nur 2 die Formel 3-4-1 (Abb. 56) und 6 Exemplare die Formel 4-4-1; bei den übrigen 10 Exemplaren sind stets 4 vordere durchgehende

Abb. 56: *Rousettus aegyptiacus*

Falten vorhanden, aber bei den nachfolgenden unterbrochenen sind 3 gut ausgebildet; eine 4. hinter der 6. Falte gelegene ist noch nicht vollständig entwickelt, so daß hier je nach dem Entwicklungsstand die Formel lauten könnte: 4-3/4-1 oder 4-4/3-1. Jedenfalls ist die Tendenz zur Anlage von 4 unterbrochenen Falten im Mittelfeld des Gaumens bei der Nominatrasse unverkennbar.

Bei 3 Exemplaren der Rasse *leachi* haben 2 die Formel 4-3-1 und ein Exemplar hat die Formel 4-4-1. Nach Andersen kann die 4. Falte unterbrochen sein, so daß sich die Formel 3-4-1 ergibt.

Von der westlichen Rasse *unicolor* (Synonym *occidentalis*) wurden 61 Exemplare untersucht, von denen 39 die Formel 4-3-1 haben; bei 5 weiteren ist es zu einer unwesentlichen Abweichung dadurch gekommen, daß schon die 4. Falte in der Mitte geteilt ist: Formel 3-4-1. Bei 16 Tieren zeigt sich hinter der 6. Falte die beginnende Ausbildung einer zusätzlichen Falte (Formel 4-3/4-1 oder 4-4/3-1), und bei einem Stück ist diese zusätzliche Falte voll ausgebildet, so daß sich die Formel 4-4-1 ergibt.

Es ist schwer zu entscheiden, ob die Ausbildung einer 4. mittleren Falte als primär und ihre Reduktion als sekundärer Entwicklungsstand anzusehen oder ob die umgekehrte Tendenz von 3 auf 4 Falten anzunehmen ist.

Ein von mir untersuchtes Exemplar von *Rousettus lanosus kempi* hat die bereits schon von Andersen (1912) für *kempi* angegebene Gaumenfaltenformel 4-3-1 und entspricht damit den 2 oben erwähnten Exemplaren von *leachi*. Möglicherweise werden sich beim Vorliegen größerer Serien auch bei dieser Art individuelle Variationen finden.

Lissonycteris angolensis

Charakteristisch für diese Art ist die Erscheinung, daß nicht wie bei der vorhergehenden nur eine, sondern 2, und zwar dicht beieinanderliegende Abschlußfalten auftreten. Ferner ist die Zahl der vorderen durchgehenden Falten in den meisten Fällen 3 und die der im mittleren Gaumenbereich gelegenen unterbrochenen Falten 4, so daß die Formel 3-4-2 lautet. Von 64 untersuchten Exemplaren trifft dies für 57 zu. 3 Exemplare zeigen eine geringe Abweichung, indem die 4. Falte durchgehend ist; daher wäre hier die Formel 4-3-2 anzuwenden. Nur 3 Exemplare zeigen eine Faltenverminderung im mittleren Gaumenbereich auf 3 (Formel 3-3-2) und ein einziges Exemplar eine Vermehrung der vorderen Falten auf 4 (Formel 4-4-2).

Myonycteris torquatus

Im Grundtyp gleicht das Gaumenfaltenmuster von *Myonycteris* dem der vorhergehenden Arten, und nach Andersen lautet die Formel 4-3-2. Demgegenüber stellte ich bei 4 untersuchten Exemplaren von *M. torquatus* zwar ebenfalls 9 Falten, jedoch die Formel 3-4-2 fest. Dies läßt wiederum

eine gewisse individuelle Variation vermuten. Allerdings ist nicht bekannt, welche *Myonycteris*-Form den Untersuchungen Andersens zugrunde lag.

Pteropus

Das Faltenmuster der formenreichen Gattung *Pteropus* zeigt gegenüber den vorhergehenden Arten eine beträchtliche Vermehrung der Gaumenfalten und ist dadurch wesentlich verschieden (Abb. 57). Auch hier reicht das Faltenfeld weit nach hinten über das Zahnfeld hinaus. Da mir selbst nur wenige Stücke vorlagen, stütze ich mich im folgenden auf die Angaben von Andersen.

Nach diesem Autor kann man bei *Pteropus* 3 unterschiedliche Gruppen von Gaumenfaltenmustern unterscheiden, wobei es vor allem auf die unterschiedliche Faltenzahl ankommt. Die häufigste Gaumenfaltenformel lautet 5-5-3, dies bedeutet 5 vordere ungeteilte, 5 mittlere in der Mitte unterbrochene und 3 nahe dem Hinterrand des harten Gaumens gelegene zusam-



Abb. 57: *Pteropus hypomelanus* (nach Andersen)



Abb. 58: *Dobsonia exoleta* (nach Andersen)



Abb. 59: *Plerotes anchietae* (nach Andersen)

menhängende und spitz ansteigende Falten. Diese Formel soll charakteristisch sein für die Arten (bzw. Formen) *Pt. alecto*, *anetianus*, *chrysauchen*, *dasyallus*, *formosus*, *giganteus*, *griseus*, *hypomelanus*, *keyensis*, *melanopogon*, *melanotus*, *nawaiensis*, *pilosus*, *pselaphon*, *rayneri*, *rodricensis*, *rubianus*, *tonganus*, *vampyrus* und *voeltzkowi*. Es kann jedoch in dieser Gruppe vorkommen, daß sich zwischen der normalen 9. und 10. Falte eine mehr oder weniger vollständig entwickelte Zusatzfalte ausbildet, was dann zu der Formel 5-6-3 führt (beobachtet z. B. bei *tonganus*, *giganteus* und

vampyrus). Regelmäßig scheint diese Formel bei *Pt. auratus*, *rufus*, *lombocensis* und *solitarius* vorzukommen. Auch hier sind aber Variationen bezüglich ungeteilter und geteilter Falten vorhanden.

Bei der 2. Gruppe lautet die Gaumenfaltenformel 5-4-2 (oder 3). Andersen gibt diese für *Pt. molossimus*, *insularis*, *phoeocephalus*, *epularius*, *scapulatus* und *woodfordi* an, sagt jedoch, daß gelegentlich, wenn die 6. Falte nicht oder kaum in der Mitte unterbrochen ist (*insularis* und *phaeophalus*), die Formel 6-3-2 zur Anwendung kommen könne.

Zu einer 3. Gruppe mit der infolge Vermehrung von unterbrochenen Falten im mittleren Gaumenbereich stärker abweichenden Formel 5-8-3 rechnet Andersen *Pt. papuanus* und *neohibernicus*.

Wir wollen uns mit diesen Angaben Andersens begnügen. Die Untersuchungen weiterer Formen dieser Gattung unter Berücksichtigung der möglichen individuellen Variation sollte einer besonderen Bearbeitung vorbehalten bleiben. Vielleicht gelingt es auf diesem Wege die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Formen besser zu erkennen und die Zusammenfassung zu einigen wenigen Rassenkreisen durchzuführen.

Acerodon

Andersen (1912) untersuchte ein Exemplar von *A. jubatus* und stellte die Gaumenfaltenformel 5-8-3 fest, die damit der eben erwähnten 3. Gruppe von *Pteropus* entspricht. Die ersten 7 Falten liegen im Zahnbereich, die folgenden im postdentalen Raum.

Pteralopex

Bei dieser Gattung gibt Andersen (1912) die Formel 5-6-3 an. Von den 6 im Mittelfeld liegenden Falten sind die 5 vorderen geteilt, die 6. nicht unterbrochen. Die hintersten Falten liegen nahe dem Abschluß des harten Gaumens.

Dobsonia

Die Anordnung der Falten der Gattung *Dobsonia* gibt die von Andersen (1912) übernommene Zeichnung (Abb. 58) wieder. Das Gaumenfaltenmuster zeigt 5 durchgehende, 6 unterbrochene und eine durchgehende letzte Falte (Formel 5-6-1). Weitere Untersuchungen müssen zeigen, wie weit eine individuelle Variation vorkommt.

(Epomophorinae)

Unter den Epomophorinen finden sich bemerkenswerte Abwandlungen im Gaumenfaltenmuster, und zwar nicht nur bei den Gattungen, sondern auch gelegentlich innerhalb einer Gattung, Abwandlungen, die hauptsächlich die postdentalen Falten betreffen.

Plerotes anchietae

Die nur durch eine Art vertretene und zu den Epomophoriden gestellte seltene Gattung leitet sich nach Andersen von einem primitiven *Rousettus*-Typ ab. Durch eine Anzahl morphologischer Merkmale unterscheidet sie sich von den anderen Vertretern der Unterfamilie. Auch das von Andersen abgebildete Gaumenfaltenmuster zeigt einen völlig anderen und primitiven Charakter (Abb. 59). Es sind 8 durchgehende bogenförmige Falten vorhanden, von denen die ersten 4 derb ausgebildet sind; die 4. setzt unmittelbar hinter dem letzten Molar an, ragt aber in das hintere dentale Gaumenfeld herein. Die hinteren postdentalen Falten sind dünn, etwas ausgezackt und teilweise in der Mitte eingedellt. Es handelt sich um ein sehr einfaches Primärmuster.

Epomops

Die mir in 36 Exemplaren vorliegende Art *franqueti* hat 4 interdental Falten: Die ersten 3 sind derb, verlaufen mehr oder weniger horizontal und sind durchgehend, die 4. ist dünn gezähntelt und in der Mitte unterbrochen. Die postdentalen Falten sind sämtlich gezähntelt und variieren stärker, sowohl bezüglich der Zahl als auch in der Anordnung. Die Faltenzahl beträgt insgesamt 9 bis 10 (Abb. 60).

Nur wenig unterschiedlich von dem eben besprochenen ist das Gaumenfaltenmuster von *E. buettikoferi*, doch wäre hier zur Feststellung der Variationsbreite ein größeres Material zu untersuchen, um von realen Unterschieden sprechen zu können.

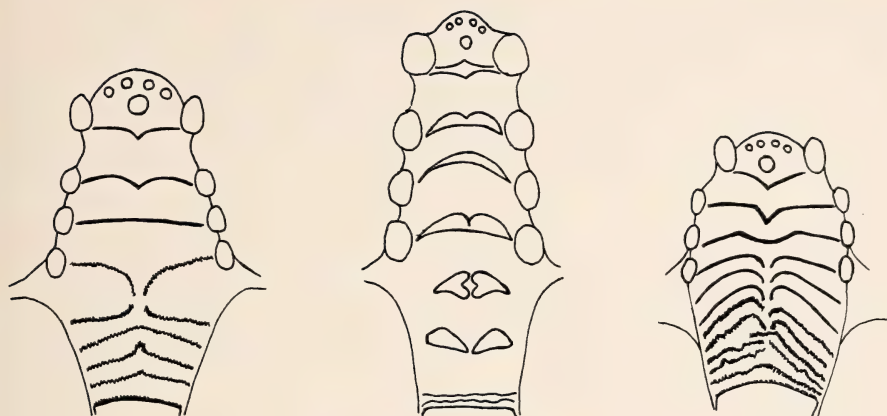
Dagegen zeigt das Muster von *E. dobsoni* wesentliche Unterschiede, die Andersen folgendermaßen beschreibt: „Three thick and prominent interdental ridges, the second very distinctly bifurcate at either extremity; fourth and fifth ridges postdental, thick and triangularly prominent; one or two thin and serrate ridges near posterior edge of palate“.

Hypsignatus monstrosus

Das Gaumenfaltenmuster entspricht am ehesten dem von *Epomops* mit 3 derben interdentalen und etwa 7 sämtlich gezähntelten postdentalen Falten, von denen die erste von ihnen in den Zahnbereich hineinreicht. Bei einigen mir vorliegenden Stücken ist der Verlauf unsymmetrisch, und einige Falten können in der Mitte unterbrochen sein.

Epomophorus

Auch in der Gattung *Epomophorus* (*gambianus*, *labiatus*, *wahlbergi*, *angolensis*, *minor*) zeigen die einzelnen Arten ein unterschiedliches Muster, das daher bei taxonomischen Fragen eine nicht unwichtige Rolle spielt. Es sind sehr derbe und prominente Falten im inter- und postdentalen Raum

Abb. 60: *Epomops franqueti*Abb. 61: *Epomophorus gambianus* (nach Andersen)Abb. 62: *Nanonycteris veldkampi*

vorhanden, deren Gestalt und Entfernung voneinander bei der Determination beachtet werden muß (vgl. Andersen). Nahe dem Gaumenabschluß finden sich ferner 2—3 sehr eng beieinander stehende dünne gesägte Falten. Als Beispiel zeigt Abb. 61 das Gaumenfaltenmuster von *E. gambianus*.

Nanonycteris veldkampi

Zwei von mir untersuchte Exemplare stimmen mit der von Andersen gegebenen Beschreibung gut überein. Es sind vorn 3 sehr derbe zusammenhängende Falten und dahinter 8 bis 9 mit den Schenkeln meist in der Mitte nach hinten umbiegende, eng zusammenstoßende, teilweise und besonders im hinteren Gaumenbereich gezähnelte Falten vorhanden (Abb. 62).

Scotonycteris

Die beiden von mir in mehreren Exemplaren untersuchten Arten *zenkeri* und *ophiodon* haben ein etwas unterschiedliches Faltenmuster.

Die kleinere Art *zenkeri*, von der 7 Exemplare vorlagen, hat in der Regel 4 interdentale Falten, von denen die erste konkav, die 3 weiteren konvex gebogen sind. Bisweilen ist bereits die 4. Falte gezähnelte, was für die hinteren stets zutrifft. Es folgen zunächst 2 oder 3 teils ungeteilte, teils in 2 Schenkel aufgelöste Falten. Nach einer für die Art offenbar sehr charakteristischen faltenfreien Zone bilden dann 4 bis 6 Falten den Abschluß des Gaumenfeldes.

Für die Untersuchung von *Sc. ophiodon* lagen 2 Exemplare vor, die im Gaumenfaltenmuster weitgehend übereinstimmen und der Originalbeschreibung entsprechen. Es sind 4 bis 5 vordere interdentale Falten zu unter-

scheiden, die von vorn nach hinten an Stärke abnehmen. Die dahinterliegenden dünnen und gezähnelten postdentalen Falten sind nicht symmetrisch und regelmäßig gestaltet, sondern bisweilen unterbrochen oder laufen ineinander, so daß es schwierig ist, die genaue Anzahl anzugeben, zumal auf dem hintersten Gaumenfeld die eigentliche Faltenbildung in viele einzeln stehende Zähnchen übergeht. Man kann etwa 11 bis 13 postdentale Falten erkennen (Abb. 63).

Casinycteris argynnis

Das Gaumenfaltenmuster des einzigen Vertreters der Gattung ähnelt dem von *Scotonycteris ophiodon*. Nach Andersen (1912) sind 5 interdentale und eine große Anzahl irregulär verlaufender dünner und gezählelter postdentaler Falten zu unterscheiden.

Micropteropus pusillus

Die nur durch eine Art vertretene Gattung ist hier als letzte der Epomophorinen aufgeführt, weil das Faltenmuster ganz extrem von den übrigen Formen abweicht. Es sind 5 Falten zu erkennen. Die erste ist durchgehend, setzt am Hinterrand der Canini an und läuft spitz nach hinten aus. Die 4 übrigen sind nur jeweils am Rande als verdickte Schenkel angelegt, die von vorn nach hinten an Stärke abnehmen und durch eine breite, sich nach hinten verschmälernde Rinne getrennt sind (Abb. 64). Am Ende des harten Gaumens befinden sich 3 bis 5 dünne gezähnelte Fältchen, die teilweise nicht unterbrochen, teilweise aber auch nur als kurze Stückchen angelegt sind.

(Cynopterinae)

Cynopterus brachyotis

Das von mir untersuchte Exemplar stimmt mit der von Andersen gegebenen Beschreibung und Zeichnung gut überein. Es sind 10 durchgehende,



Abb. 63: *Scotonycteris ophiodon*

Abb. 64: *Micropteropus pusillus*

Abb. 65: *Cynopterus brachyotis*

nach vorn mehr und mehr konvex gebogene Falten vorhanden, von denen die letzten bereits im postdentalen Raum liegen. Nahe dem Abschluß des hinteren Gaumens befinden sich in großem Abstand von den vorderen noch 2 bis 3 horizontal verlaufende, gezähnelte Falten, die nach Andersen in der Mitte deutlich unterbrochen sind, bei meinem Exemplar jedoch durchgehen (Abb. 65).

Ptenochirus jagori, *Megaerops ecaudatus*, *Valionycteris maculatus*

Nach Andersen (1912) ist das Gaumenfaltenmuster dieser 3 Gattungen dem von *Cynopterus* sehr ähnlich oder doch von ihm nicht wesentlich verschieden.

(Nyctimeniae)

Nyctimene

Andersen beschreibt unter Beifügung einer Abbildung und gestützt auf die Untersuchungen der Arten *varius*, *cyclotis* und *cephalotes*, das Gaumenfaltenmuster von *Nyctimene*. Es sind 13 bis 15 Falten zu unterscheiden, die den gesamten inter- und postdentalen Bereich des harten Gaumens ausfüllen. Die erste Falte setzt am Hinterrand der Canini an. Die folgenden sind konvex nach vorn gebogen und steigen nach hinten zunehmend steiler an, um dann wieder flacher und oft auch unsymmetrisch zu verlaufen. Die hinteren Falten sind in der Mitte durch einen schmalen Spalt unterbrochen, bzw. es stoßen die leicht nach hinten umgebogenen Schenkel in der Mitte zusammen.

Macroglossidae

Die Langzungen-Flughunde sind als Blütenbesucher bekannt und haben in Anpassung an die Nektarnahrung eine stark verlängerte Schnauzenpartie und eine lang vorstreckbare Zunge, die an der Spitze einen büstenartigen Papillenbesatz hat. Das Gaumenfaltenmuster ist bei den Gattungen etwas verschieden. Die Angaben über die Falten sind abgesehen von der Art *Megaloglossus woermanni*, die mir in einer größeren Serie vorliegt, den Ausführungen von Andersen entnommen.

Macroglossus

Unter den Macroglossiden hat die Gattung *Macroglossus* das einfachste Muster. Es sind 8 ungeteilte Falten vorhanden (Abb. 66), davon sind 5 im interdentalen und 3 im postdentalen Bereich des Gaumens gelegen. Die Anordnung zu den Zähnen und der Abstand der einzelnen Falten voneinander zeigt die von Andersen übernommene Abbildung von *M. minimus*.

Eonycteris

Die Gattung *Eonycteris* hat 4 interdentale durchgehende und 3 postdentale unterbrochene Falten, deren Schenkel in der Mitte scharf nach hinten umgebogen sind und von denen die erste noch weit in den dentalen Bereich hineinragt. Eine 8. Falte liegt dicht am Rand des harten Gaumens. Das Muster ähnelt dem von *Rousettus*, und man könnte die Gaumenfaltenformel 4-3-1 anwenden.

Megaloglossus woermanni

Die nur durch eine Art vertretene Gattung unterscheidet sich von der vorhergehenden dadurch, daß hinter den 4 durchgehenden nur 2 unterbrochene Falten liegen (Abb. 67). Bei 17 von mir untersuchten Exemplaren ist eine nahezu völlige Übereinstimmung festzustellen.



Abb. 66: *MacroGLOSSUS minimus* (nach Andersen)

Abb. 67: *MegalOGLOSSUS woermanni*

Syconycteris

Nach der von Andersen gegebenen Abbildung von *S. crassa* sind 5 durchgehende, 2 in der Mitte unterbrochene Falten und eine wiederum durchgehende gesägte Falte ausgebildet.

Das gleiche Muster zeigen die Gattungen *Melonycteris* und *Nesonycteris*, nur mit dem Unterschied, daß bei letzterer die 7. Falte in der Mitte nicht unterbrochen ist. Bei *Notopterus* sind 3 mittlere Falten vorhanden, die von den 5 vorderen durch einen größeren Abstand getrennt sind und von denen nur die 7. Falte unterbrochen ist. Als 9. schließt dann wieder eine durchgehende nahe dem Abschluß des hinteren Gaumens gelegene Falte das Muster ab.

Harpyionycteridae

Harpyionycteris whiteheadi

Das von Sanborn (1958) abgebildete, aber leider nicht beschriebene Faltenmuster ähnelt dem der *Rousettus*-Verwandten (Abb. 68). Obgleich der vorderste Gaumenbereich nicht klar zu entschlüsseln ist, dürften 4 durchgehende, konvex nach vorn gebogene Falten vorhanden sein. Es folgen 4 in der Mitte unterbrochene und stark aboralwärts umgebogene Falten, die bis in den postdentalen Raum reichen. Als Abschluß sind 2 dünne Fältchen angedeutet, wie wir dies z. B. bei *Lissonycteris angolensis* finden.

DERMOPTERA

Cynocephalidae

Cynocephalus volans

Es standen mir 4 Exemplare zur Verfügung, davon 2 ad., ein semiad. und ein pull. Sie zeigen, bis auf das jüngste Exemplar, bei dem die Falten — vielleicht infolge der Konservierung — nicht sehr deutlich hervortreten, ein sehr ausgeprägtes und weitgehend übereinstimmendes Gaumenfaltenmuster. Es weist Besonderheiten auf, die bisher bei keiner anderen Art gefunden wurden und daher für *Cynocephalus* als charakteristisch angesehen werden kann.

Wie die Abb. 69 zeigt, ist eine deutliche Papilla palatina vorhanden, die etwa die Form eines auf die Spitze gestellten Quadrats hat. Die ersten 3 bis 4 eng beieinanderstehenden und weniger scharf profilierten Gaumenfalten sind konvex nach vorn gebogen. Die erste berührt die Papilla palatina oder ist noch etwas weiter nach vorn gerückt und wird daher von der unteren Spitze der Papilla unterbrochen. Bemerkenswert ist, daß der obere Rand dieser vorderen Falten schwach längs gespalten ist und die Ränder der Spaltenhälften etwas gewellt verlaufen. Es folgen nach hinten 5 bis 6 weitere Falten, deren Schenkel in der Mitte steil nach vorn ansteigen; bei den vorderen berühren sich diese in der Mitte, bei den 2 letzten sind die Schenkel in der Mittellinie unterbrochen. Es kommen kleinere individuelle Unterschiede im Verlauf der Falten vor, die Gesamtzahl der Falten scheint jedoch mit 9 konstant zu bleiben, und der allgemeine Grundtyp des Musters ist völlig übereinstimmend.

Der durch knöcherne Aufwölbung des hinteren Randes des Gaumendaches gebildete rundlich-längliche Epithelwulst ist nicht als Falte mitzuzählen.

Die beiden rezenten Vertreter der Ordnung, *Cynocephalus volans* und *C. temminckii*, sind rein herbivor und ernähren sich von Blättern, Knospen und jungen Samenhülsen (vgl. Grzimeks Tierleben). Es ist anzunehmen,

Abb. 68: *Harpyionycteris whiteheadi* (nach Sanborn)Abb. 69: *Cynocephalus volans*Abb. 70: *Dasypus novemcinctus* (aus Retzius)

daß die in der Mitte steil ansteigenden und seitlich nach hinten zu den Backenzähnen führenden mittleren Falten die Funktion von Leitplanken haben, die die Nahrung zu den Kauzähnen gleiten lassen. Die vorderen dürften zusammen mit den schaufelförmigen und fast horizontal stehenden und kammartig ausgezackten Incisiven des Unterkiefers bei der Nahrungserlangung eine Rolle spielen, jedoch liegen hierüber noch keine Beobachtungen vor.

EDENTATA

Die Vertreter der 3 neuweltlichen Familien der Edentata sind letzte Überreste einst artenreicher Gruppen und jeweils hochspezialisiert, vor allem auch bezüglich der Ernährungsweise, ähnlich wie wir dies auch bei den Familien der Monotremata gesehen hatten. Von 4 Arten ist das Gaumenfaltenmuster bereits von Retzius beschrieben und abgebildet worden. Es gelang, weiteres Material für neue Untersuchungen heranzuziehen.

Dasypodidae

Die Gürteltiere als Vertreter der Infraordnung „Cingulata“ ernähren sich von Insekten, Schnecken und Würmern, aber z. T. auch von pflanzlichen

Stoffen. Einige, wie z. B. das Riesengürteltier, haben sich vor allem auf Termiten spezialisiert. Trotzdem haben unter den Edentaten die Dasypodiden die primäre Form des Gaumenfaltenmusters am besten bewahrt.

Dasypus novemcinctus

Retzius hat — unter dem Namen *Tatusia peba* — von einem nahezu geburtsreifen Foetus das Gaumenfaltenmuster beschrieben. Wir haben es mit 8 Falten zu tun, von denen die beiden ersten in der Mitte etwas unterbrochen oder rückgebildet sind, wohingegen die 6 folgenden die volle Ausbildung zeigen. Von ihnen sind die ersten 4 durchgehend, die letzten 2 in der Mitte unterbrochen (Abb. 70).

Während des postnatalen Wachstums verlängert sich die vordere Kopf- bzw. Schnauzenpartie erheblich und entsprechend nimmt der Abstand besonders der vorderen Falten voneinander stärker zu. Dieses zeigt ein von mir untersuchtes erwachsenes Exemplar, das im übrigen die gleiche Faltenzahl wie der Foetus erkennen läßt. Jedoch stehen bei diesem Stück die hinteren Falten nicht ganz symmetrisch zueinander, und die Schenkel der vorletzten sind etwas reduziert und reichen seitlich nicht bis an die Zahnreihe heran.

Euphractus

Für die Art *villosus* stütze ich mich wieder auf die Beschreibung und Abbildung von Retzius. Die zwischen den Vorderzähnen gelegene Papillenregion zeigt eine etwas viereckig gestaltete Papilla palatina und einige kleine warzenähnliche Höcker. Dahinter beginnt das Faltenfeld mit 8 teils quer verlaufenden, teils nach vorn konvex gewölbten Falten; die letzten 2 steigen etwas spitz nach vorne an. Die letzte Falte setzt seitlich zwischen dem vorletzten und letzten Molaren an. Die zugeschärften Kanten der 6 vorderen Falten ragen nach oben, die der 2 letzten sind nach vorn gerichtet.

Ein von mir untersuchtes Exemplar (Neonat) von *Eu. sexcinctus* läßt ebenfalls 8 Falten erkennen. Die letzten beiden Falten sind in der Mitte durch einen schmalen Spalt in 2 Schenkel geteilt. Wie bei der vorhergehenden Art steigen sie etwas spitz nach vorn an; die Kanten der vorderen Falten sind dagegen nach hinten gerichtet. Zwischen den Falten ist der Gaumen mit kleinen niedrigen Papillen besetzt. Linton gibt für die gleiche Art ebenfalls 8 Falten an.

Tolypeutes sp.

Ein von mir untersuchtes Kugeltier zeigt einen etwas gestörten Faltenverlauf. Rechnet man die kleine hinter der durch einige Erhebungen gekennzeichneten Papillenregion liegende Auffaltung nicht mit, so kommt man wiederum auf 8 Hauptfalten. Eine Störung findet sich durch unvollständigen oder verzerrten Verlauf bei der 2. und 3. und der 6. und 7. Falte.

Bei den letzten beiden sind rechter und linker Schenkel gegeneinander versetzt. Außerdem befinden sich zwischen den mittleren Falten einige rudimentäre Faltenreste oder aber Anlagen zu neuen Falten. Zur genaueren Beurteilung müßten weitere Exemplare untersucht werden. Auch bei *Tolypeutes* sind die Felder zwischen den Falten mit kleinen Papillenkörnchen besetzt.

Priodontes giganteus

Bei dem mir zur Verfügung stehenden adulten Riesengürteltier sind von den 8 angelegten Falten die vorderste sehr kurz, die 2. auf zwei seitliche Erhebungen reduziert und die 8. nur sehr schwach profiliert. Dagegen treten die Falten 3—7 stark hervor. Ihre in der Mitte vereinigten Schenkel bilden einen nach vorn gerichteten rechten Winkel. Die scharfen Faltenkanten stehen nach hinten und dürften ähnlich wie bei anderen Ameisen- und Termitenfressern als Zungenkratzer dienen.

Chlamyphorus truncatus

Das zur Verfügung stehende Exemplar zeigt ein sehr symmetrisches Gaumenfaltenmuster (Abb. 71). Auch hier wird der vordere kleine Bogen als erste Falte nicht mitgezählt. Es folgen 6 dicke durchgehende Falten, von denen die erste konvex nach vorn gebogen ist. Die nachfolgenden 3 ver-



Abb. 71 (links): *Chlamyphorus truncatus*

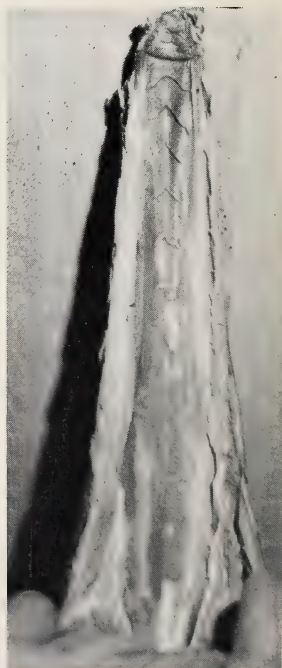


Abb. 72 (rechts): *Myrmecophaga tridactyla*

laufen mehr horizontal und die letzte konvex nach hinten. Die 2 hintersten Falten (7 und 8) sind nur am Rande angelegt und reichen nicht bis zur Mitte; die 8. ist sogar nur als ganz kurze Verdickung angedeutet.

Myrmecophagidae

Bei den 3 Vertretern der zur Teilordnung „Vermilingua“ gerechneten Ameisenbären macht sich offenbar als Auswirkung einer sehr hohen Nahrungsspezialisierung, nämlich der Aufnahme von Termiten und Ameisen, eine Rückbildung der Gaumenfalten bemerkbar, die jedoch nicht zu deren völligem Verschwinden geführt hat. Äußere Kennzeichen der Nahrungsanpassung sind u. a. die gestreckte bis röhrenförmig verlängerte Schnauze mit sehr kleiner Mundspalte, die lang vorstreckbare wurmförmige Zunge und der Schwund der Zähne. Nur beim Zwergameisenbären ist die Schnauzenpartie kürzer und ist die Mundöffnung breiter.

Es ist durchaus anzunehmen, daß auch hier die Gaumenfalten noch eine gewisse funktionelle Bedeutung haben. So schreibt Möller (in Grzimeks Tierleben, Band XI) bei der Abhandlung von *Myrmecophaga tridactyla*: „Wie an einer Leimrute werden die kleinen Insekten durch den zähen, klebrigen Überzug der Zunge festgehalten. Scharfe, nach hinten gerichtete Hornpapillen am Gaumendach und an den Wangenfalten, sogenannte Zungenkratzer, schaben die Insekten ab, sobald der spangenartig schmale Unterkiefer die Zunge nach oben drückt“ (p. 192).

Myrmecophaga tridactyla

Unter der durch einen Wall abgegrenzten Papillenregion sind 5 schmale, mit der scharfen Kante nach hinten gerichtete, im spitzen Winkel nach vorn ansteigende Falten zu erkennen. Dahinter liegen noch einige kleine Bruchstücke, offenbar rudimentäre Faltenbildungen (Abb. 72).

Tamandua tetradactyla

Das Gaumendach ist zu einer Längsmulde ausgewölbt, die von einem vorderen Querwulst aus den ganzen Gaumen durchzieht und sich nach hinten etwas verschmälert. Hinter dem Wulst liegen 3 dünne, die Längsfurche quer durchlaufende Falten. Die erste ist am besten ausgebildet und etwas konvex nach vorn gebogen, die 2. und 3. sind nur kurz und etwas spitz nach vorn gerichtet. Dahinter befinden sich nur kurze seitliche, vom Rand der Längsfurche ausgehende Faltenreste.

Cyclopes didactylus

Nach der von Retzius gegebenen Zeichnung (Abb. 73) können wir mit Sicherheit 3 durchgehende Falten unterscheiden, die mit ihrer Kante nach hinten gerichtet sind, sich gewissermaßen dachziegelartig überdecken und

Abb. 73: *Cyclopes didactylus* (aus Retzius)Abb. 74: *Bradypus tridactylus*

in der Mitte eine oralwärts gerichtete Einkerbung haben. Ob die vorderste Gaumenpartie mit ihren faltenartigen Bildungen und zahlreichen kleinen Höckerchen zur Papillenregion gehört, ist schwer zu entscheiden. Retzius möchte noch eine vordere Gaumenfalte erkennen, so daß er insgesamt von 4 Falten spricht. In der Längsrichtung des Gaumens zieht sich eine Mittelfalte entlang, die sich auch auf den genannten Gaumenfalten abzeichnet und sich in den faltenfreien Raum als Längswall fortsetzt. Ganz allgemein ist also das Gaumenfaltenmuster sehr spezialisiert. Möglicherweise dienen auch hier die nach hinten gerichteten Kanten der wenigen Gaumenleisten zum Abstreifen der Nahrungstierchen von der Zunge.

Bradypodidae

Bradypus tridactylus

Das Dreizehenvaultier, das mit seinen Verwandten zur Teilordnung „Phyllophaga“ gehört, liegt mir in einem Jungtier vor; außerdem wurden von Retzius die Beschreibung und Abbildung eines adulten Weibchens gegeben. Übereinstimmend ist festzustellen, daß kein typisches Gaumenfaltenmuster zu erkennen ist (Abb. 74). Bei meinem Tier sind etwa 9 bis 10 seitliche, an den Zähnen ansetzende undeutlich verlaufende Aufwölbungen zu erkennen,

die zweifellos als rudimentäre Gaumenfalten anzusehen sind. Retzius schreibt: „Der Gaumen zeigt ein sehr sonderbares Aussehen. Die zwischen den Zahnreihen gelegene, vordere und mittlere Partie desselben ist mit zahlreichen kleineren und größeren, runden, ovalen oder länglichen Höckern und Erhabenheiten besetzt, bei denen man kaum eine Andeutung von regelmäßiger Anordnung erkennt. Bei näherer Betrachtung lassen sich zwar, besonders vorn, einige Querreihen unter diesen Höckern nachweisen, eine wirkliche Anordnung zu Leisten gibt es aber nicht. Unter den vordersten läßt sich auch eine mediane Erhabenheit als Papilla palatina bezeichnen. An der hinter den Zähnen befindlichen Gaumenfläche sind keine Höcker oder Leisten vorhanden“ (p. 132). Er bezeichnet diesen Typ des Gaumenfaltenmusters mit Recht als eine Reduktionsform, „da sich die Leisten . . . in einzelne, unregelmäßig angeordnete Höcker aufgelöst haben“ (p. 132). Daß diese Gebilde auf dem harten Gaumen noch eine funktionelle Bedeutung haben, ist kaum anzunehmen.

PHOLIDOTA

Manidae

Manis

Auch die Schuppentiere sind einseitig hoch entwickelte Nahrungsspezialisten, und zwar wiederum Ameisen- und Termitenfresser mit ähnlichen morphologischen Anpassungen wie z. B. die Myrmecophagiden (lange Schnauzenpartie, weit vorstreckbare Zunge, Zahnlosigkeit).

Von *Manis javanica* hat bereits Retzius das Gaumenfaltenmuster beschrieben und abgebildet: „Am erwachsenen Tier zeigt der Gaumen eine spindelförmige Gestalt mit starker Verschmälerung der hinteren Partie. Am vordersten Ende der Gaumenfläche finden sich die paarigen Foramina canal. naso-palatin. und zwischen ihnen eine schmale, längliche Papilla palatina. Dahinter ist die Fläche von einer langen Reihe quer gestellter, mehr oder weniger gebogener, mit der Konkavität der Bogen nach hinten gerichteter Leisten besetzt, deren scharfer Rand auch nach hinten sieht. Man kann hier 10 dieser Leisten zählen; hinter der 10. findet sich aber noch eine, sehr kurze, rudimentäre Leiste“ (p. 131). Bei einem von mir untersuchten Exemplar von *M. javanica* wurden ebenfalls 10 dünne, aber gut entwickelte Falten festgestellt, von denen die ersten 8 leicht, die 9. dagegen stark konvex nach vorn gebogen sind; die 10. Falte mit ihren beiden Schenkeln verläuft in der Mitte spitz nach vorn.

Bei einem erwachsenen Exemplar der afrikanischen Art *Manis tricuspis* sind 8 Falten festzustellen, von denen die erste nur sehr kurz, die 5. nur auf



Abb. 75: *Manis tricuspis*

der rechten Seite deutlich angelegt ist. Auch hier stehen die Kanten der Falten nach hinten (Abb. 75).

Es ist anzunehmen, daß auch für *Manis* die Bedeutung der Falten darin besteht, die mit der Zunge aufgenommenen Insekten abzustreifen.

RODENTIA

In der Ordnung der Rodentier, die mit etwa 1 800 Spezies die artenreichste unter den Säugetieren ist, finden wir trotz der weltweiten Verbreitung und der unterschiedlichsten Biotope mit entsprechenden morphologisch-funktionellen Anpassungen und Spezialisierungen ein recht einheitliches Grundmuster, das allerdings bei einer Reihe von Formen unterschiedliche Um- und Rückbildungserscheinungen erkennen läßt.

Die nachstehende Bearbeitung stützt sich außer auf die relativ spärlichen Literaturangaben, unter denen die Arbeit von Tullberg hervorzuheben ist, vor allem auf eigene Untersuchungen.

Retzius schreibt einleitend zur Abhandlung der 5 von ihm untersuchten Arten der Rodentier (bei ihm *Simplicidentata*): „Unter dem mir zugänglichen Material von Nagetieren stellt der Gaumen von *Sciurus* den primitivsten, am wenigsten differenzierten Typus dar. Er ähnelt in auffallender Weise sowohl dem der Marsupialier als auch dem der Insectivoren“ (p. 140).

Wir können ihm darin nur insoweit zustimmen, daß der allgemeine Bauplan durchaus dem einfachen primären Typ nahesteht und von ihm ausgeht. Es ist jedoch bei der weitaus größten Zahl der Nager zu einer besonderen Ausprägung gekommen, die es gerechtfertigt erscheinen läßt, von einem differenzierten Primärtyp des Gaumenfaltenmusters zu sprechen. Bedingt wird dies rein äußerlich dadurch, daß wir bei Nagern durch Wegfall der Canini und durch das — als Folge der meist stärker zugespitzten Schnauzenpartie — meist sehr weite Vorrücken der 2 Incisivi einen mehr oder weniger langen zahnlosen vorderen Gaumenbereich, das Diastema, haben, an den sich der hintere Bereich des Gaumens anschließt, der von den Backenzahnreihen seitlich begrenzt wird. Aufgrund einer unterschiedlichen Faltenbildung in diesen beiden Gaumenbereichen kann man von antemolaren, im Diastemabereich liegenden Falten und von intermolaren Falten sprechen und eine Formel aufstellen (vgl. Eisentraut 1969, 1975), die das Faltenmuster charakterisiert.

So haben wir z. B. bei den meisten Muriden 2 kräftig ausgebildete durchgehende antemolare Falten und 5 unterbrochene dünnere intermolare Falten, was der Formel $2 + 5 = 7$ entsprechen würde. Kommt es, wie beispielsweise bei *Praomys morio/tullbergi*, zu einer Vermehrung auf 7 intermolare Falten, werden wir die Formel $2 + 7 = 9$ anwenden.

Dieses Gaumenfaltenmuster hat, wie erwähnt, bei einer Reihe von Nagetiergruppen Veränderungen erfahren, die vor allem auf einer zunehmenden Rückbildung von Falten beruhen. Dabei kommt es meist zu einer Verflachung bis zum völligen Verschwinden der intermolaren Falten, während sich die antemolaren Falten noch am längsten erhalten. Schließlich gibt es Formen, bei denen die Falten völlig verschwunden sind.

Tullberg (1899) hat sich bei seinen morphologisch-anatomischen Untersuchungen an Rodentia auch mit den Gaumenfalten dieser Ordnung etwas näher beschäftigt. In seiner Arbeit über „Das System der Nagetiere, eine phylogenetische Studie“ bildet er das Muster von 33 Arten ab, gibt im Text aber nur kurze Erklärungen und verzichtet darauf, die Gaumenfalten bei phylogenetischen Betrachtungen mitzuverwenden. Vielmehr bringt er lediglich die Bemerkung „Der Gaumen dürfte bei der Urform der Simplicidenten wenigstens 3 vordere und einige hintere Querfalten gehabt haben, wie es die Mehrzahl der heutigen Formen noch hat“ (p. 351). Noch einmal hat Tullberg dann 1893 eine Beschreibung und Abbildung vom Gaumenfaltenmuster einiger afrikanischer Muriden gegeben, ohne ihm auch in dieser Arbeit besondere Bedeutung beizumessen.

Die taxonomische Aufgliederung der Nager ist recht unterschiedlich beurteilt worden, je nach der Berücksichtigung und Bewertung einzelner Merkmale. Wir schließen uns hier der Aufteilung in die 4 Unterordnungen: Sciuromorpha, Myomorpha, Hystricomorpha und Caviomorpha an. Einige Gruppen sind nur unter Vorbehalt in eine dieser Unterordnungen unterzu-

bringen und ihre Eingliederung bleibt unsicher. Sicherlich werden auch in Zukunft unter neuen Gesichtspunkten manche Veränderungen in der systematischen Anordnung notwendig werden.

SCIUROMORPHA

Zur Unterordnung der Sciuromorphen rechnet man recht unterschiedliche Formen, über deren verwandtschaftliche Beziehungen zueinander noch keine Klarheit besteht. Einige enthalten nur wenige Spezies. Wir beginnen mit der artenreichen Superfamilie der Sciuroidea, die den Rodentiertyp des Gaumenfaltenmusters gut ausgeprägt hat und die beiden Faltenbereiche, nämlich den antemolaren und den intermolaren, sehr deutlich erkennen läßt.

Sciuridae

Über das Gaumenfaltenmuster liegen einige kurze Angaben von Tullberg, Linton und Retzius vor. Kürzlich habe ich selbst (Eisentraut 1975 a) über das Gaumenfaltenmuster bei einer größeren Anzahl von afrikanischen Vertretern der Scuriden berichtet. Es konnte festgestellt werden, daß vor allem im intermolaren Faltenbereich — gelegentlich aber auch im antemolaren — unterschiedliche Faltenzahlen vorkommen können. Ferner muß hier betont werden, daß sich gewisse Differenzen bezüglich der Faltenzahl beim Vergleich mit Literaturangaben ergeben, die wieder aus der unterschiedlichen Beurteilung der vordersten und letzten Gaumenauffaltungen resultieren. So hat z. B. Tullberg stets den Abschlußbogen der meist sehr deutlich ausgeprägten Papillarregion als erste Falte mitgezählt, was ich aufgrund meiner vielen Vergleichsmöglichkeiten innerhalb der Scuriden (aber auch bei Muriden) nicht für gerechtfertigt halte. Dieser Abschlußbogen, dessen rechter und linker Schenkel sich unmittelbar an die Papilla palatina anlehnen oder mit ihr verbunden sind, kann weit nach den Seiten ausschlagen, kann aber auch sehr kurz angelegt sein und dann überhaupt nicht das Aussehen einer Falte annehmen. In diesem Zusammenhang sei Linton zitiert, der bei der Abhandlung von *Sciurus vulgaris* sagt: „The incisor papilla relatively large and prominent, is blended with the first rugae through not so completely as in the myomorphs“ (p. 232).

Gleiche Differenzen können, wie wir schon mehrfach hervorgehoben haben, entstehen, wenn die Abschlüßaufwölbung des harten Gaumens als Falte mitgezählt wird. Es erscheint mir richtiger und den Tatsachen eher zu entsprechen, in beiden Fällen die entsprechenden faltenähnlichen Bildungen nicht in die Zahl der echten Gaumenfalten einzubeziehen. Soweit möglich, sollen nach diesem Maßstab auch die Literaturangaben ausgewertet werden.

Tabelle 1: Gaumenfaltermuster bei Sciuridae

Art	n	Gaumenfalten- formel	Nummer der durchg. Falten	Nummer der unterbr. Falten
<i>Sciurus vulgaris</i>	5	2—6 = 8	1 und 2	3—8
<i>Sciurus langdorfi</i>	1	2—6 = 8	1 und 2	3—8
<i>Funambulus palmarum</i>	2	2—5/6 = 7/8	1—2/3	3/4—7/8
<i>Ratufa indica</i>	1	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Ratufa bicolor</i>	1	2—5 = 7	1—3	4—7
<i>Protoxerus stangeri</i>	2	3—5 = 8	1	2—8
<i>Heliosciurus gambianus</i>	13	2—4/5 = 6/7	1—3	4—6/7
<i>Hel. rufobrachium</i>	4	2—5 (6) = 7 (8)	1—3	4—7 (8)
<i>Funisciurus isabella</i>	4	2—5 = 7	1—3	4—7
<i>Funisciurus lemniscatus</i>	6	2—5 = 7	1 und 2/3	3/4 —7
<i>Funisciurus congicus</i>	4	2—5 = 7	1 und 2 (3)	3 (4) —7
<i>Funisciurus anerythrus</i>	7	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Funisciurus leucogenys</i>	3	2—6 = 8	1 und 2	3—8
<i>Funisciurus pyrrhopus</i>	3	2—6 = 8	1—3	4—8
<i>Tamiscus emini</i>	2	2—4 = 6	1 und 2	3—6
<i>Paraxerus ochraceus</i>	1	2—5 = 7	1—3	4—7
<i>Paraxerus flavittis</i>	4	2—5/6 = 7/8	1—3	4—7/8
<i>Paraxerus cepapi</i>	5	2—6 = 8	1—3	4—8
<i>Aethosciurus poensis</i>	6	2—4/5 = 6/7	1 und 2	3—6/7
<i>Montisciurus cooperi</i>	8	2—9 = 11	1 und 2	3—11
<i>Myosciurus pumilio</i>	1	3—4 = 7	1—4	5—7
<i>Callosciurus notatus</i>	2	2—5 = 7	1—3	4—7
<i>Callosciurus prevosti</i>	1	2—5 = 7	1—3	4—7
<i>Callosciurus maclellandi</i>	1	2—5 = 7	1—4	5—7
<i>Nannosciurus exilis</i>	1	2—4 = 6	1—3	4—6
<i>Nannosciurus melanotis</i>	1	2—4 = 6	1 und 2	3—6
<i>Xerus rutilus</i>	1	2—8 = 10	1 und 2	3—10
<i>Xerus erythropus</i>	9	2—8/9 = 10/11	1 und 2	3—10/11
<i>Xerus inauris</i>	3	2—9 = 11	1 und 2	3—11
<i>Atlantoxerus getulus</i>	1	2—11 = 13	1 und 2	3—13
<i>Marmota marmota</i>	1	4—8 = 12	1—3	4—12
<i>Marmota bobac</i>	1	4—8 = 12		1—12
<i>Cynomys ludovicianus</i>	2	4—11 = 15	1 und 3	2, 4—15
<i>Citellus citellus</i>	1	3—7 (8) = 10/11	1—3	4—10 (11)
<i>Tamias striatus</i>	1	4—4 = 8	1—4	5—8
<i>Petaurista petaurista</i>	1	3—8 = 11	1—3	4—11
<i>Glaucomys volans</i>	2	3—7—10	1—3	4—10
<i>Hylapetes sagitta</i>	6	3—7—10	1—4	5—10

In Tabelle 1 sind zur besseren Übersicht die Gaumenfaltenformeln der untersuchten Arten und die Anzahl der durchgehenden und unterbrochenen Falten eingetragen. Ich beschränke mich daher im Text auf kurze Erläuterungen bei einigen der in der Tabelle aufgeführten Arten.

Sciurus

Die von mir untersuchten Vertreter von *Sciurus vulgaris* lassen 8 Falten erkennen (Abb. 76), und zwar 2 durchgehende derbe antemolare und 6 dünnere, in der Mitte unterbrochene intermolare, von denen die erste (= 3. Falte) in der Höhe des sehr kleinen P^3 beginnt, einen geschwungenen

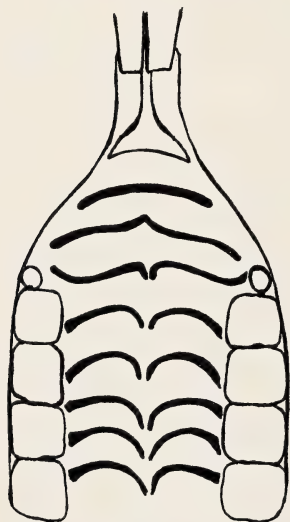


Abb. 76: *Sciurus vulgaris*

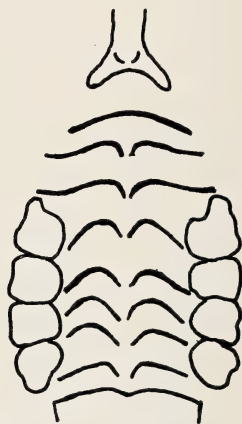


Abb. 77: *Protoxerus stangeri* (aus Eisentraut)

Verlauf hat und in der Mitte nur durch eine sehr schmale Furche in 2 Schenkel getrennt ist, während die 5 hinteren (4. bis 8. Falte) mit ihren in der Mitte deutlich voneinander getrennten Schenkeln etwas stärker nach hinten umbiegen. Die Gaumenfaltenformel lautet also: 2 — 6 = 8. Die bei den oben genannten Autoren unterschiedlich angegebenen Gaumenfaltenzahlen sind zweifellos auf die erwähnten unterschiedlichen Auslegungen zurückzuführen. Meine Abbildung entspricht nahezu genau der von Retzius gegebenen, wobei nur die von letzterem eingezeichneten, als rudimentäre Falten angesehen und im hinteren Teil des harten Gaumens liegenden Reste bei meinen Stücken fehlen.

(Der von Schultz [1949] abgebildete Gaumen von *Sc. carolinensis* läßt 3 antemolare und 7 intermolare Falten erkennen; nur die 2 ersten sind durchgehend, alle anderen in der Mitte unterbrochen. Die Gaumenfalten-

formel müßte $3 - 7 = 10$ lauten. Zur Bestätigung wäre hier jedoch Untersuchung an weiterem Material erforderlich.)

Es ist bemerkenswert, daß auch die südamerikanische Art *Sciurus* (früher *Hadrosociurus*) *langdorfi* das gleiche Faltenmuster wie *Sc. vulgaris* und die gleiche Formel $2 - 6 = 8$ hat.

Funambulus

Von 2 Exemplaren der Art *F. palmarum* hat das eine die Formel $2 - 5 = 7$, das andere läßt jedoch zwischen 6. und 7. Falte jederseits die Anlage zu einer Zwischenfalte erkennen, so daß hier die Formel $2 - 6 = 8$ zur Anwendung kommen könnte.

Protoxerus

Wie schon von mir andernorts (Eisentraut 1975) ausgeführt, sind bei *P. stangeri* 3 antemolare und 5 intermolare Falten zu unterscheiden (Formel $3 - 5 = 8$), jedoch ist zu berücksichtigen, daß die Gattung keinen P^3 besitzt, so daß die 3. antemolare der ersten intermolaren, z. B. bei *Sciurus vulgaris*, entsprechen dürfte, bei dem P^3 noch als kleiner Stiftzahn auftritt (Abb. 77).

Heliosciurus

Die Untersuchung von 13 Exemplaren von *H. gambianus* hat ergeben, daß die Zahl der intermolaren Falten 4 bis 5 betragen kann. Dagegen wurden bei 4 Vertretern von *H. rufobrachium* zwischen 5 und 6 gezählt.

Funisciurus

Bei *F. lemniscatus* und *F. congicus* kann die 3. Falte (= 1. intermolare) geteilt oder auch durchgehend sein. Ein Exemplar von den 4 untersuchten Stücken von *F. anerythrus* zeigt eine gewisse Tendenz zur Ausbildung einer zusätzlichen intermolaren Falte (zwischen der 6. und letzten) und zwar durch Einschieben eines kleinen Faltenstückes auf einer oder auf beiden Seiten. Diese Bildung ist bei *leucogenys* und *pyrrhopus* perfekt, so daß bei diesen 6 gut ausgebildete intermolare Falten vorhanden sind.

Paraxerus

Ähnlich wie bei *Funisciurus* haben wir innerhalb der Gattung *Paraxerus* die Entwicklung von 5 zu 6 (bzw. umgekehrt von 6 zu 5) intermolaren Falten.

Aethosciurus poensis

Von den 6 ausgewerteten Exemplaren haben 2 nur 4 intermolare Falten, 4 dagegen 5.

Montisciurus cooperi (Genus *Montisciurus*: vgl. Anhang)

Eine sehr bemerkenswerte, auf einzelne Montangebiete Westkameruns beschränkte Art, die sich durch die hohe Zahl der intermolaren Falten vor den bisher besprochenen Baumhörnchen auszeichnet (Abb. 78). Wie es bei hohen Faltenzahlen häufig der Fall ist, finden wir auch hier eine gewisse stärkere Variation und unsymmetrischen Verlauf des Faltenmusters.



Abb. 78: *Montisciurus cooperi* (aus Eisentraut)

Myosciurus pumilio

Die als 3. antemolare gezählte Falte dürfte der ersten intermolaren Falte bei den Arten entsprechen, bei denen noch ein P^3 vorhanden ist.

Callosciurus

Daß bei dem einen untersuchten Exemplar von *C. macclellandi* außer den 2 antemolaren und der 1. intermolaren auch die 2. intermolare Falte durchgehend ist, dürfte auf individueller Variation beruhen.

Nannosciurus

Sofern die 3. Falte als erste intermolare Falte gerechnet wird, lautet die Gaumenfaltenformel $2 - 4 = 6$.

Die von Simpson (1945) zu je einer Tribus zusammengeschlossenen Xerini und Marmotini ebenso wie die Unterfamilie der Pteromyinae zeichnen sich durch hohe Faltenzahl oder abweichende Faltenmuster (*Tamias*) aus.

Xerus erythropus zeigt die Tendenz zur Vermehrung der Anzahl der intermolaren Falten von 8 auf 9, wie es die untersuchten Exemplare von *Xerus inauris* bereits verwirklicht haben (Abb. 79).



Abb. 79: *Xerus erythropus*

Atlantoxerus getulus

Die Faltenzahl übersteigt mit 13 (bis 14) diejenige von *Xerus*, wobei gegenüber letzterer Gattung die rechten und linken Schenkel etwas unsymmetrisch verlaufen (Abb. 80); einige Schenkel sind in Teilstücke aufgelöst. Es bestätigt sich auch hier die Regel: je höher die Faltenzahl, um so häufiger treten Unregelmäßigkeiten oder Störungen im Faltenverlauf auf.

Marmota

Ungewöhnlich ist die erhöhte Zahl der antemolaren Falten, die teils durchgehend, teils durchbrochen sind. Die von Tullberg (1899) gegebene Abbildung von *M. marmota* zeigt, daß die intermolaren Falten etwas alter-

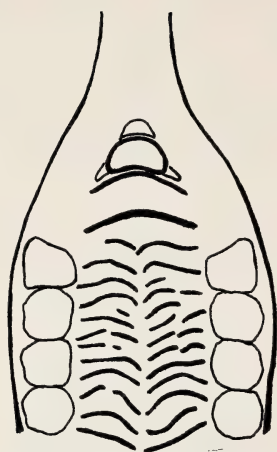


Abb. 80: *Atlantoxerus getulus*

nierend stehen. Eine Abbildung des Gaumens von *M. bobac* bringt Schulze (1916). Sie zeigt, daß auch die antemolaren Falten in der Mitte getrennt und ihre Schenkel etwas gegeneinander versetzt sind.

Cynomys ludovicianus

Die von Schulze (1916) gegebene Abbildung läßt ebenfalls eine sehr hohe Gaumenfaltenzahl und ein etwas gestörtes Muster im antemolaren Bereich erkennen. Während bei ihm die intermolaren Falten eine sehr regelmäßige Anordnung zeigen, spricht Tullberg, der keine Abbildung gibt, von „zahlreichen ziemlich unregelmäßigen hinteren Falten“.

Citellus

Die von Schulze (1916) gegebene Abbildung des Gaumens von *C. citellus* läßt links 8, rechts 7 intermolare Falten erkennen. Die ohne beigefügte Abbildung des Gaumens von *C. tridecimlineatus* gegebene kurze Beschreibung von Tullberg (1899) besagt: „Der Gaumen hat 5 vordere und 5 in der Mitte unterbrochene hintere Falten“ (p. 309). Da hieraus keine genaue Aufteilung in antemolare und intermolare Falten zu ersehen ist, müssen wir uns mit dieser Angabe begnügen, die jedoch, wie zu erwarten, ebenfalls eine relativ hohe Faltenzahl nennt.

Tamias striatus

Das mir zur Verfügung stehende Exemplar (Abb. 81) läßt hinter dem Abschlußbogen der Papillenregion 4 in der Mitte eingeknickte, aber durchgehende antemolare Falten und 4 unterbrochene intermolare Falten erkennen.

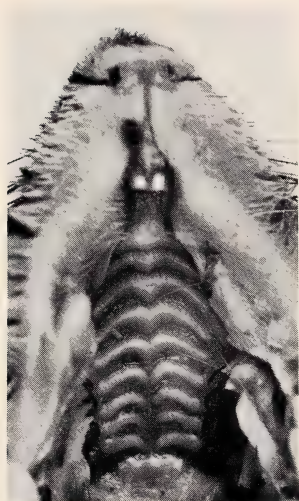


Abb. 81: *Tamias striatus*

Auch im Gaumenfaltenmuster der vorliegenden 3 Vertreter der Unterfamilie der Gleithörnchen (Pteromyinae) zeichnen sich sehr viele Gaumenfalten ab.

Petaurista petaurista

Die antemolaren Falten sind kräftig entwickelt und an ihrer Hinterkante gezähnt. Die intermolaren Falten nehmen aboralwärts immer mehr an Länge ab.

Glaucomys volans

Die von Schulze (1916) gegebene Abbildung stimmt mit der Beschreibung Tullbergs (1899) überein.

Hylopetes sagitta

Wie bei *Petaurista* sind die nach hinten gerichteten Kanten der vorderen gut ausgeprägten Falten ausgezackt. Ebenso nehmen die Falten nach hinten ab und verschwinden zuletzt fast ganz.

Aplodontidae

Aplodontia rufa

Der einzige Vertreter der Familie — die auch als Überfamilie Aplodontioidea neben der Überfamilie der Sciuroidea steht und dieser meist vorangestellt wird — ist das amerikanische Stummelschwanzhörnchen, *Aplodontia*

rufa, ein Relikt. Der Gaumen dieser Art wurde von Tullberg (1899) und Schulze (1916) abgebildet und außerdem von ersterem mit folgenden kurzen Worten beschrieben: „Der Gaumen zeigt 2 vordere und nur 2 deutliche hintere Falten“ (p. 288). Beide Abbildungen lassen erkennen: 1. daß die intermolaren Falten sehr reduziert sind und nur die erste in Höhe von P^3 liegende gut entwickelt ist, während die zweite nur noch angedeutet in Erscheinung tritt, 2. daß sich vor den Molaren möglicherweise nur eine Falte befindet. Die von Tullberg offenbar als Falte angesehene, davorliegende Region ist aufgrund der Abbildung schwer zu deuten und gehört meines Erachtens eher zur Papillenregion. Sämtliche Falten sind in der Mitte eingeknickt bzw. völlig in 2 Schenkel getrennt. Das Gaumenfaltenmuster ist also weit reduziert und von dem der Sciuridae völlig verschieden (Abb. 82).

Geomyidae

Geomys

Von *Geomys tuza* gibt Tullberg eine Abbildung und kurze Beschreibung, die folgendes über den Gaumen besagt: „Im vordersten Teil des Gaumens faltet sich die äußere, behaarte Haut einwärts hinter die oberen vorderen Zähne, so daß nur ein schmaler Streifen unbehaart bleibt. Dahinter finden sich 3 vordere Falten, und die Zahl der hinteren Falten ist gleich-

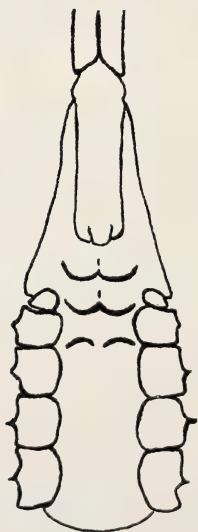


Abb. 82: *Aplodontia rufa* (nach Tullberg) Abb. 83: *Geomys tuza* (nach Tullberg)

falls 3" (p. 326). Aus der Zeichnung (Abb. 83) ist klar zu ersehen, daß Tullbergs „erste“ Falte zur Papillarregion gehört, von uns also nicht mitgezählt wird. Ferner sind nicht 3, sondern meines Erachtens mindestens 5 hintere (= intermolare) Falten zu erkennen. Ehe wir die Faltenformel $2 - 5 = 7$ als gesichert annehmen, sollte weiteres Material untersucht werden. Immerhin finden wir bei *Geomys* ein Faltenmuster, das dem als ursprünglich angesehen Muridenmuster entspricht. Dies trifft auch für die nächste Familie zu.

Heteromyidae

Heteromys

Tullberg gibt ohne Beifügung einer Abbildung für *Heteromys* sp. an: „Der Gaumen hat 3 vordere und 5 hintere Falten“ (p. 320). Da er wiederum den Abschlußbogen der Papillenregion als erste Falte mitzählt, dürfen wir mit Sicherheit annehmen, daß sich die tatsächliche Anzahl der antemolaren Falten auf 2 beläuft. Die Formel lautet dann wieder $2 - 5 = 7$.

Dipodomys agilis

Nach der von Tullberg gegebenen Zeichnung sind zwei durchgehende antemolare und 5 intermolare Falten zu erkennen, von denen die ersten 4 unterbrochen sind, zunehmend kürzer werden und sich von der Mitte entfernen; nur die 5. ist wieder durchgehend. Formel $2 - 5 = 7$.

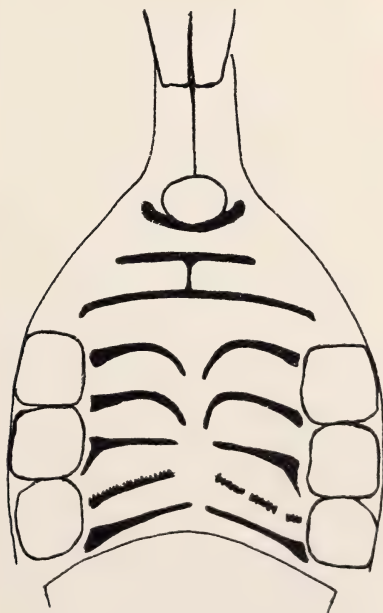


Abb. 84: *Liomys* sp.

Liomys

Ein mir vorliegendes Exemplar von *Liomys* sp. läßt 2 durchgehende und durch eine mediane Raphe miteinander verbundene antemolare und 5 in der Mitte unterbrochene intermorale Falten erkennen (Abb. 84). Formel $2 - 5 = 7$.

FAMILIAE INCERTAE SEDIS

Castoridae

Castor fiber

Der Gaumen von *Castor fiber* liegt in der Rasse *albicus* in einer Abbildung von Schulze (1916) und in der Rasse *canadensis* in einer Beschreibung und Abbildung von Tullberg (1899) vor. Letzterer schreibt: „Der Gaumen zeigt 5 vordere, nicht sonderlich starke Falten, während die hinteren Falten ganz und gar fehlen“ (p. 309). Bei Abrechnung des Hinterrandes der Papillarregion läßt die Abbildung deutlich 4 etwas oralwärts ansteigende und in der Mitte durch eine Längsraphe vereinigte antemolare Falten erkennen. Merkwürdigerweise sind bei Schulze hinter der Papilla palatina



Abb. 85: *Castor fiber canadensis* (nach Tullberg)

tatsächlich 5 antemolare Querfalten gezeichnet, die ebenfalls durch eine mediane Raphe miteinander verbunden sind. Beide stimmen jedoch darin überein, daß der intermolare Gaumenbereich völlig faltenfrei ist. Damit zeigt *Castor* ein sehr isoliert stehendes Faltenmuster (Abb. 85).

Ctenodactylidae

Vom Gundi, *Ctenodactylus gundi*, schreibt Tullberg: „Der vordere Teil des Gaumens zeigt 3 Verdickungen; der hintere Teil zeigt keine deutliche Falten“ (p. 156). Sechs von mir untersuchte Gaumen zeigen ein recht übereinstimmendes Muster (Abb. 86). Die etwas schwierig zu deutende Papillarregion endet, wie bei vielen anderen Arten, mit einem durch 2 seitliche Zipfel gebildeten faltenartigen Abschluß, der nicht als echte Falte gerechnet wird. Es folgen dann 3 antemolare Falten, von denen die ersten beiden nicht sehr in die Breite gehen, stark hervortreten und nach hinten gerichtet sind; die erste kann in der Mitte etwas eingekerbt sein. Die 3., kurz von der Molarenreihe gelegene ist weniger prominent und hat keine so scharfe Oberkante. Von den intermolaren Falten sind nur noch 4 ganz leichte seitliche Andeutungen zu erkennen. Der in Höhe des letzten Molaren befindliche Abschlußbogen dürfte durch den aufgewölbten Abschlußrand



Abb. 86: *Ctenodactylus gundi*

des knöchernen Gaumens verursacht und daher nicht als Falte zu rechnen sein. Wir sehen hier also wiederum eine sehr starke Reduzierung der hinteren Gaumenfalten.

Massoutiera sp.

Bei der dem Gundi verwandten Gattung *Massoutiera*, die mir in einem Exemplar vorliegt, finden wir das gleiche Gaumenfaltenbild. Auch hier sind die antemolaren Falten stark profiliert, die intermolaren dagegen fast ganz reduziert und nur noch andeutungsweise sichtbar.

Anomaluridae

Anomalurus

Eine ganz ähnliche Reduktion des Faltenmusters zeigen die Dornschwanzhörnchen. Tullberg stellte bei *Anomalurus peli* fest: „Der Gaumen ist sehr schmal, mit den gewöhnlichen 3 Falten im vorderen Teil. Der hintere Teil mit nur ein paar unbedeutenden Falten“ (p. 163). Von *A. beecrofti* bringt Tullberg eine Abbildung, auf der man außer dem nicht mitzuzählenden Abschlußrand der Papillenregion nur 2 antemolare Falten erkennt. Demnach dürften auch bei *peli* nur 2 antemolare Falten anzunehmen sein. Von den intermolaren Falten sieht man nur von den beiden ersten eine schwache Andeutung. Ein von mir selbst untersuchtes Exemplar von *A. derbianus erythronotus* zeigt das in Abb. 87 dargestellte Muster: Hinter der etwa dreieckigen Papillenregion sind die beiden antemolaren Falten zwar nur kurz, aber deutlich ausgeprägt. Ferner sieht man ganz schwach angedeutet 5 intermolare Falten, die, ebenso wie auch bei den anderen *Anomalurus*-Arten, sicher keine Funktion mehr haben.

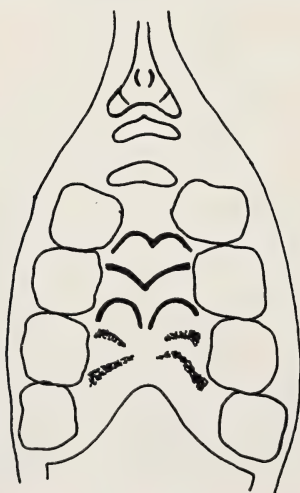


Abb. 87: *Anomalurus derbianus*

Pedetidae

Pedetes cafer

Das Ergebnis meiner Untersuchung am Gaumen des Springhasen entspricht der von Tullberg gegebenen Beschreibung und Zeichnung, nur daß ich wieder den von Tullberg mitgezählten faltenartigen Abschluß der Papillarregion nicht als echte Falte mitrechne (Abb. 88). Demnach unterscheide ich 4 antemolare Falten, von denen die 3 ersten profiliert hervor-



Abb. 88: *Pedetes cafer* (Abguß)

treten und die 3. und 4. Falte in der Mitte in einem Winkel nach hinten eingeknickt sind. Von den intermolaren Falten sind nur in der vorderen Backenzahnregion einige Spuren erkennbar. Wir finden also auch hier wieder eine starke Faltenrückbildung im hinteren Abschnitt des harten Gaumens.

MYOMORPHA

Die zur Unterordnung der Myomorpha gehörenden Familien zeigen zum großen Teil ein recht einheitliches Faltenmuster, jedoch gibt es einige bemerkenswerte Ausnahmen. Wir haben, wie schon bei den Sciuriden besprochen, zwischen antemolaren, im Diastemabereich liegenden, und intermolaren Falten zu unterscheiden und können eine entsprechende Formel

aufstellen, in der die jeweilige Anzahl von Falten zum Ausdruck gebracht wird. Am häufigsten finden sich wieder 2 antemolare und 5 intermolare Falten (Formel $2 - 5 = 7$); bei einigen Gruppen ist es jedoch teils zu einer Verminderung, teils zu einer Vermehrung der Faltenzahl gekommen. In einigen Fällen ist es — ähnlich wie bei den Sciuriden — schwierig zu unterscheiden, ob die an der Grenze der beiden Faltenbereiche liegende Falte noch als antemolar oder schon als intermolar anzusehen ist. Es handelt sich in der Regel um die 3. Falte. In allen Fällen, wo diese zwar seitlich vor dem ersten Molar beginnt, aber in der Mitte weit in den intermolaren Raum hineinreicht und in ihrer Form einer intermolaren (meist durch eine Furche geteilten) Falte entspricht, wird es angebracht sein, sie auch als solche zu bezeichnen. In einzelnen Fällen wird eine spezielle Entscheidung getroffen werden müssen.

Bei der großen Übereinstimmung der Gaumenfaltenmuster kann bisweilen davon abgesehen werden, jede Art für sich zu behandeln.

Cricetidae

(Cricetinae)

Cricetus cricetus

Die 2 von mir untersuchten Exemplare von *C. cricetus* haben ein völlig übereinstimmendes Muster (Abb. 89). An die rundliche Papilla palatina schließen sich 2 seitlich nach hinten gerichtete, etwas voluminöse Anschwellungen an, die ich im Gegensatz zu Tullberg als nicht zur Falten-



Abb. 89: *Cricetus cricetus*

region gehörig ansehe. Es folgen dann 2 antemolare Falten, die seitlich sehr stark aufgetrieben sind, in der Mitte leicht ansteigen und dünn zusammenlaufen. Sie werden durch eine vertikale schmale Raphe verbunden, die sich nach hinten noch etwas fortsetzt. Es folgen 5 intermolare Falten, von denen die erste in der Mitte stark nach hinten umgebogen ist; die 2. und 3. biegen sich ebenfalls stark nach hinten um, sind aber in der Mitte getrennt. Die Schenkel der 4. und 5. intermolaren stehen mehr horizontal. Die problematische Beurteilung der 3. Falte wird auch in der von Tullberg (1899) gegebenen Beschreibung angeschnitten, wenn er sagt: „Der Gaumen hat 3 vordere und 5 hintere Falten; von den letzteren wäre indes die erste ebenso wohl zu den vorderen zu zählen“ (p. 222).

Hesperomyini

Die unter anderem von Simpson als Tribus Hesperomyini in der Unterfamilie Cricetinae zusammengefaßten neuweltlichen Arten haben das gleiche Gaumenfaltenmuster wie der altweltliche Hamster. Ich stütze mich auf eigene Untersuchungen der Gattungen *Nyctomys*, *Reithrodontomys* und *Sigmodon* und ferner auf die von Tullberg z. T. mit Abbildungen versehenen kurzen Beschreibungen der Arten *Oxymycterus rufus*, *Hesperomys leucopus* und *Neotoma floridana*. Die Gaumenfaltenformel lautet stets nach meiner Auslegung $2 - 5 = 7$. Als Beispiel zeigen Abb. 90 und 91 die Gaumenfaltenmuster von *Nyctomys* sp. und *Reithrodontomys mexicanus*, bei denen sämtliche 5 intermolare Falten in der Mitte unterbrochen sind. Aus der Tullbergschen Abbildung der Gaumenfalten von *Hesperomys leucopus* geht hervor, daß die 3. Falte so weit vor dem ersten Molar liegt und auch in der Mitte nicht in die Backenzahnregion hineinreicht, daß man sie als antemolar bezeichnen muß. Dies würde dann der Formel $3 - 4 = 7$ entsprechen und mit der Beschreibung Tullbergs übereinstimmen, wenn die-



Abb. 90: *Nyctomys* sp.

Abb. 91: *Reithrodontomys mexicanus*

ser sagt: „Der Gaumen hat 4 vordere und 4 hintere Falten“ (p. 244), wobei wieder darauf verwiesen sei, daß dieser Autor fast stets den faltenartigen Abschluß der Papillarregion als erste Falte rechnet.

(Nesomyinae)

Von der in Madagaskar heimischen Art *Gymnuromys roberti* gibt Tullberg (1899) eine Beschreibung und Abbildung. Es sind 3 antemolare durchgehende und 5 intermolare, nicht ganz symmetrisch angeordnete (individuelle Variationen?) und in der Mitte durch eine Furche unterbrochene Falten vorhanden. Die Formel lautet demnach $3 - 5 = 8$.

(Lophiomyinae)

Lophiomyys imhausi

Die in eine besondere Unterfamilie gestellte Mähnenratte liegt mir in einem Neonat vor, bei dem die kommenden Molarenreihen als Längsleisten deutlich ausgeprägt sind. Wir erkennen ein klares Muridenmuster mit 2 durchgehenden antemolaren und 4—5 unterbrochenen intermolaren Falten. (Da letztere nur sehr flach sind und nicht klar in Erscheinung treten, ist die genaue Zahl schwer feststellbar).

(Gerbillinae)

Tatera sp. und *Taterillus lacustris*, *congicus* und *sp.*

14 Exemplare von *Tatera sp.* und 20 von *Taterillus (lacustris = 7 Exemplare, congicus = 2 Exemplare und sp. = 11 Exemplare)* haben überein-

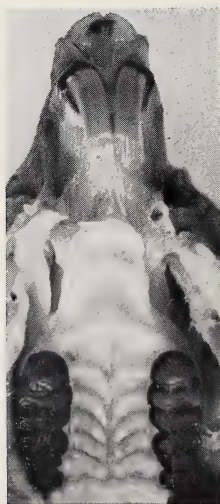


Abb. 92: *Tatera sp.*

stimmend 2 derbe durchgehende antemolare und 5 unterbrochene intermolare Falten: Formel $2 - 5 = 7$. Nur bei 4 Stücken von *Taterillus* sp. findet sich die Tendenz zur Vermehrung der intermolaren Falten auf 6.

Desmodilliscus braueri

Ein untersuchtes Exemplar vom Senegal hat die Faltenformel $2 - 5 = 7$.

Meriones erythrourus unguiculatus

Auch *Meriones* zeigt das typische Rodentier-Muster der Gaumenfalten mit 2 kräftigen durchgehenden antemolaren und 5 unterbrochenen intermolaren. Es sei erwähnt, daß es bei manchen Individuen zu einer unsymmetrischen Anordnung der intermolaren Falten kommen kann, wie z. B. Auseinanderbrechen einzelner Falten auf einer Seite.

Psammomys obesus

Der von Tullberg (1899) abgebildete Gaumen zeigt wiederum 2 durchgehende antemolare Falten, die erste spitz nach vorn gehend, die 2. in der Mitte leicht nach hinten eingesenkt; dagegen nur 4 unterbrochene intermolare Falten. Von diesen sind die Schenkel der ersten 3 zur Mitte hin nach hinten umgebogen, die 4. ist horizontal gerichtet.

Arvicolidae

Lemmus lemmus

Für *L. lemmus* gibt Tullberg 3 vordere und 4 hintere Falten an. Da er keine Abbildung beigefügt hat, kann man nur vermuten, daß er den faltenförmigen Abschluß der Papillarregion, wie bei ihm üblich, mitgezählt hat und nach unserer Beurteilung nur 2 vordere und 4 hintere vorhanden sind.

Clethrionomys glareolus

Es sind bei allen 5 untersuchten Exemplaren deutlich 2 derbe antemolare Falten vorhanden, von denen die relativ kurze vordere horizontal verläuft, die 2. in der Mitte nach hinten eingebogen ist. Etwas problematisch ist die Beurteilung der ebenfalls derben 3. Falte, die den M^1 vorn umfaßt, also vor der Zahreihe beginnt, jedoch in der Mitte geteilt ist und mit ihren Schenkeln weit in den molaren Bereich hineinreicht. Wir können sie daher als erste intermolare Falte ansehen und hätten dann im ganzen 6 intermolare Falten. Die 2., 3. und 4. sind nur schwach entwickelt und deutlich in der Mitte unterbrochen. Die Schenkel der 5. berühren sich in der Medianlinie, und die 6. ist wieder durchgehend. Die Kanten der beiden letztgenannten sind nach vorn gerichtet und gezähnt. Die Faltenformel lautet $2 - 6 = 8$.

Microtus agrestis

Sechs untersuchte Exemplare zeigen das gleiche Gaumenfaltenmuster und die gleiche Formel wie *Clethrionomys*, nur kommt es vor, daß auch die letzte Falte in der Mitte geteilt ist (Abb. 93).

Abb. 93: *Microtus agrestis**Chionomys nivalis*

Bei der Schneemaus reicht die etwas problematische 3. Falte mit ihren beiden Schenkeln in der Mitte kaum in die Molarenregion hinein, so daß wir sie eher als antemolar bezeichnen müssen, obwohl sie der ersten intermolaren der vorhergehenden Art entspricht. Die Formel würde hier $3 - 5 = 8$ lauten. Im übrigen aber können wir an diesem Beispiel erkennen, daß es bei der sonstigen nahezu völligen Übereinstimmung des Gaumenfaltenmusters mit dem der vorhergehenden Art recht belanglos ist, wie wir die 3. Falte beurteilen, und daß die Formel nur einen praktischen Informationswert hat.

Arvicola terrestris

Die Gaumenfaltermuster von 7 untersuchten Exemplaren stimmen untereinander, aber weitgehend auch mit den übrigen Vertretern der Tribus Microtini überein. Jedoch ist bemerkenswert, daß die dicke erste intermolare Falte seitlich mit der 3. antemolaren zusammenläuft. Die intermolaren Falten 2, 3 und 4 sind nur wieder sehr schwach ausgebildet.

Ondatra zibethicus

Ein untersuchtes Exemplar hat die Gaumenfaltenformel $2 - 5 = 7$, jedoch ist zwischen der 3. und 4. intermolaren Falte jederseits ein kurzes Zwischenfaltenstück eingelagert. Es handelt sich entweder um die Reststücke einer früheren Normalfalte oder um den Ansatz zur Bildung einer neuen. Die Art sollte in eine besondere Tribus gestellt werden (vgl. von Lehmann und Schaefer, 1975).

Spalacidae

Spalax leucodon

Die von Tullberg gegebene Abbildung läßt 3 gut ausgebildete durchgehende antemolare und 2 stark rückgebildete, nur noch an den Seiten sich abzeichnende intermolare Falten erkennen. Bei einem mir vorliegenden Exemplar sind zwar ebenfalls 3 derbe antemolare Falten vorhanden, von denen jedoch die erste in 2 seitliche Schenkel aufgelöst, die 2. in der Mitte geteilt und nur die 3. durchgehend und konkav nach hinten gebogen ist. Von den intermolaren sind nur 3 schwach erkennbare, seitlich angelegte Faltenreste zu erkennen (Abb. 94). Es handelt sich also um ein stark rückgebildetes Muster.

Rhizomyidae

Tachyoryctes daemon

Ein Exemplar von *T. daemon* hat 3 kräftige durchgehende antemolare und 3 schwach ausgebildete und in der Mitte unterbrochene intermolare Falten. Formel: $3 - 3 = 6$ (vgl. Abb. 95).

Rhizomys sp.

Der von Tullberg abgebildete Gaumen einer Bambusratte zeigt ebenfalls 3 deutliche kräftige durchgehende Falten; dagegen sind die 3 nur seitlich

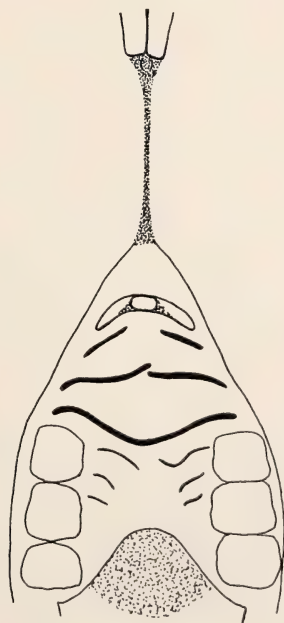
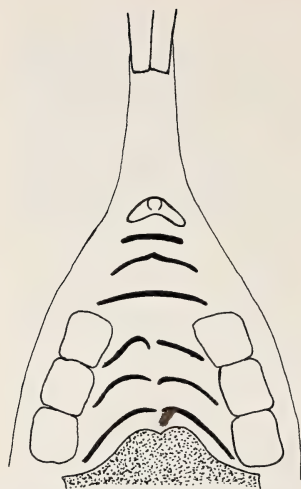


Abb. 94: *Spalax leucodon*

Abb. 95: *Tachyoryctes daemon*

im vorderen Molarenbereich angelegten intermolaren Falten stark rückgebildet.

Muridae

Bei der Formenfülle der Muriden war es möglich, eine größere Anzahl von Arten zu untersuchen. Dabei ergab sich, daß das Rodentiermuster bei den einzelnen Arten in so einheitlicher Weise ausgebildet ist, daß wir die einzelnen Arten in Tabellenform abhandeln können. Die weitaus am häufigsten auftretende Falten-Formel lautet $2 - 5 = 7$. Geringe Unterschiede ergeben sich jedoch gelegentlich wieder bezüglich der Anzahl und Ausbildung der Gaumenfalten, was von systematischer Bedeutung sein kann. In der Tabelle 2 sind wieder die Gaumenfaltenformel und die Ausbildung der Falten — ob durchgehend oder unterbrochen — angeführt. Es wird dann genügen, im gegebenen Fall auf die Besonderheiten des Gaumenfaltenmusters bei einzelnen Arten hinzuweisen und einige Abbildungen zum besseren Verständnis beizufügen.

Micromys minutus

Die Zwergmaus hat nur 4 intermolare Falten und hebt sich dadurch von den meisten Familienangehörigen ab; die 2. antemolare ist in der Mitte unterbrochen, jedoch berühren sich die Schenkel. Die Falten sind sehr derb, außer der letzten, die einen nach vorn gerichteten ausgezackten Rand besitzt. Der Unterschied im Gaumenfaltenmuster zu den nachfolgenden Arten könnte die von von Lehmann und Schaefer (1975) begründete Ansicht stützen, daß *Micromys* vielleicht etwas stärker abgegrenzt werden sollte.

Tabelle 2: Gaumenfaltenmuster bei Muridae

Art	n	Gaumenfalten- formel	Nummer der durch- gehenden Falten	Nummer der unter- brochenen Falten
<i>Micromys minutus</i>	2	2—4 = 6	1	2—6
<i>Apodemus sylvaticus</i>	4	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Apodemus flavicollis</i>	7	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Apodemus mystacinus</i>	1	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Thamnomys rutilans</i>	1	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Oenomys hypoxanthus</i>	8	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Dasymys incommis</i>	1	2—6 = 8	1 und 2	3—8
<i>Arvicanthis niloticus</i>	5	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Lemniscomys striatus</i>	5	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Lemniscomys barbarus</i>	5	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Hybomys univittatus</i>	20	2—5 = 7	1 und 2	3—7
	3	2—6 = 8		3—8
<i>Aethomys lindeii</i>	1	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Rattus rattus</i>	6	2—5 = 7	1—5	6 und 7
<i>Rattus norvegicus</i>	2	2—5 = 7	1—5	6 und 7
<i>Rattus argentiventer</i>	1	2—5 = 7	1—5	6 und 7
<i>Rattus rattoides</i>	1	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Hylomyscus stella</i>	16	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Hylomyscus alleni</i>	18	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Hylomyscus aeta</i>	2	2—6 = 8	1 und 2	3—8
<i>Praomys morio/tullbergi</i>	82	2—7 = 9	1 und 2	3—9
<i>Praomys hartwigi</i>	1	2—7 = 9	1 und 2	3—9
<i>Praomys jacksoni</i>	16	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Praomys luciolelae</i>	1	2—7 = 9	1 und 2	3—9
<i>Myomys daltoni</i>	1	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Mastomys erythropus</i>	12	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Stochomys longicaudatus</i>	5	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Malacomys longipes</i>	1	3—4 = 7	1—3	4—7
<i>Mus musculus</i>	32	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Leggada setulosa</i>	19	2—5 = 7	1 und 2 (3)	3 (4) — 7
<i>Leggada musculoides</i>	8	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Leggada haussa</i>	2	2—5 = 7	1—3	4—7
<i>Colomys goslingi</i>	3	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Lophuromys sikapusi</i>	8	2—4 = 6	1 und 2	3—6
<i>Lophuromys</i>				
<i>flavopunctatus</i>	2	2—4 = 6	1 und 2	3—6
<i>Lophuromys rahmi</i>	1	2—4 = 6	1 und 2	3—6
<i>Lophuromys woosnami</i>	2	2—4 = 6	1 und 2	3—6
<i>Lophuromys luteogaster</i>	{ 2	2—4 = 6	1 und 2	3—6
	1	2—3 = 5		3—5
<i>Lophuromys</i>	{ 2	2—4 = 6	1 und 2	3—6
<i>medicaudatus</i>	1	2—3 = 5		3—5
<i>Lophuromys nudicaudus</i>	6	2—4 = 6	1 und 2	3—6
<i>Acomys cahirinus</i>	2	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Cricetomys gambianus</i>	1	2—5 = 7	1—3	4—7
<i>Dendromus mesomelas</i>	4	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Dendromus mystacalis</i>	4	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Deomys ferrugineus</i>	5	2—4 = 6	1 und 2	3—6
<i>Otomys irroratus</i>	1	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Pseudomys</i>				
<i>hermannsburgensis</i>	1	2—5 = 7	1 und 2	3—7
<i>Hydromys chrysogaster</i>	1	2—4 = 6	1 und 2	3—6
<i>Pogonomys forbesi</i>	1	2—4 = 6	1 und 2	3—6
<i>Chiropotomys sp.</i>	1	2—5 = 7	1 und 2	3—7

Arvicanthis

Von den mir vorliegenden Stücken aus Nordkamerun haben 5 die Gaumenfaltenformel $2 - 5 = 7$ und gehören der Art *niloticus* an. 3 Exemplare von einem besonderen Fundort weichen nicht nur durch Unterschiede in anderen morphologischen Merkmalen, sondern auch etwas im Gaumenmuster ab, indem 6 intermolare Falten vorhanden sind; bei einem jungen Tier besteht sogar die Anlage zu einer 7. Falte. Wie schon an anderer Stelle (Eisentraut 1975 b) ausgeführt, ist zur Klärung der Artzugehörigkeit weiteres Material erforderlich.

Hybomys univittatus

Bei 20 Exemplaren lautet die Gaumenfaltenformel $2 - 5 = 7$ (Abb. 96), bei 3 Exemplaren sind jedoch 6 intermolare Falten vorhanden, wobei es den Anschein hat, daß sich in dem relativ großen Zwischenraum zwischen 3. und 4. Falte eine zusätzliche Gaumenfalte eingeschoben hat. Eine gewisse Variation ist also vorhanden.

Rattus

Rattus rattus und *Rattus norvegicus* waren bisher schon durch eine besondere Faltenbildung bekannt (vgl. Mohr 1954). Die beiden antemolaren, sehr derben Falten zeigen zwar den üblichen Verlauf, dagegen sind die 2 oder meistens 3 ersten intermolaren Falten in der Mittelpartie mit scharfen Ecken winklig nach hinten geknickt. Darüber hinaus zeigen auch die von mir untersuchten Exemplare der Rasse *R. rattus mindanensis* diese Eigentümlichkeit, und ebenso zwei weitere Vertreter der Gattung, *R. argen-*



Abb. 96: *Hybomys univittatus*

tiventer (Abb. 97) und *R. rattoides*. Weitere Untersuchungen müssen ergeben, ob dieses Merkmal für alle Gattungsangehörigen gilt.

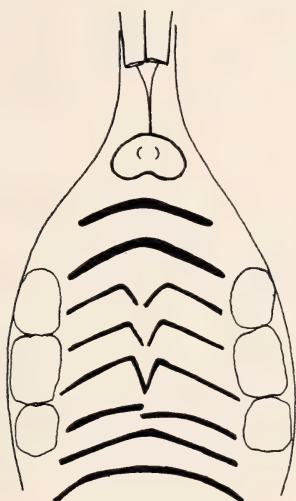


Abb. 97: *Rattus argentiventer*

Hylomyscus

Bei *H. stella* sind meist 5 intermolare Falten ausgeprägt; nur bei 3 von 16 untersuchten Stücken war es zur Ausbildung von einer 6. Falte gekommen. Bei *H. aelleni* wurde nur bei 2 von 18 Exemplaren zwischen 6. und 7. Falte die Anlage zu einer Zwischenfalte festgestellt. Dagegen betrug die Zahl der intermolaren Falten bei den 2 von mir untersuchten Stücken von *H. aeta* jedesmal 6.

Praomys

Es ist bemerkenswert, daß sich bei den zu *Praomys* gerechneten Arten bezüglich der Anzahl der intermolaren Falten 2 Gruppen unterscheiden lassen, die eine Gruppe (*morio/tullbergi* u. a.) hat 7, die andere (*jacksoni*) die auch sonst sehr häufig auftretende Zahl 5, ein Unterschied, der möglicherweise zu taxonomischen Konsequenzen führen könnte. Daß bei höherer Anzahl von Gaumenfalten gelegentlich gewisse Störungen (unregelmäßiger Verlauf, Auseinanderbrechen in Teilstücke) im Verlauf des Musters vorkommen können, zeigt die *morio/tullbergi*-Gruppe; es kann sogar in Ausnahmefällen eine Vermehrung der intermolaren Falten auf 8 möglich sein (Eisentraut, 1969).

Mastomys erythroleucus

Nur eines von 12 Exemplaren weicht von der Norm ($2 - 5 = 7$) etwas ab, indem sich zwischen vorletzter und letzter Falte je eine kurze seitliche Zwischenfalte befindet.

Malacomys longipes

Da nur ein Exemplar zur Untersuchung zur Verfügung stand, sollte weiteres Material zur Nachprüfung herangezogen werden, um festzustellen, ob die 3. Falte stets so deutlich vor den Molaren liegt und durchgehend ist, daß man sie zwangsläufig zu den antemolaren Falten zählen muß.

Mus musculus

Nur bei einem aus Senegal stammenden Exemplar der Art wurden 4 satt 5 intermolare Falten festgestellt. Bei allen übrigen, in großer Anzahl untersuchten Stücken aus verschiedenen Zuchtstämmen war das Faltenmuster völlig übereinstimmend, und die Formel lautet $2 - 5 = 7$.

Leggada

Bei 8 von 19 untersuchten Exemplaren von *L. setulosa* ist die erste intermolare Falte zwar in der Mitte nach hinten umgebogen, jedoch stoßen die beiden Schenkel so eng zusammen, daß man von einer durchgehenden Falte sprechen könnte.

Die zwei zur Verfügung stehenden Exemplare von *L. haussa* haben die 3. Falte durchgehend; sie ist in der Mitte leicht nach hinten gebogen.

Colomys goslingi

Abb. 98 bringt die Ansicht der dem üblichen Muriden-Muster völlig entsprechenden Gaumenfalten.



Abb. 98: *Colomys goslingi*

Lophuromys

Die Gattung zeichnet sich durch verminderte Zahl der intermolaren Falten aus (Abb. 99). In der Regel sind es 4, jedoch besteht bei 2 Arten die Tendenz zur weiteren Verminderung auf 3 (vgl. Dieterlen 1976).

Otomys irroratus

Die Art hat die gleiche Gaumenfaltenformel wie die meisten der behandelten Muriden. Es sind ebenfalls 2 derbe, breite antemolare Falten vorhanden; diese sind durch eine sich bis zur Papillenregion fortsetzende Raphe miteinander verbunden. Die intermolaren Falten dagegen sind stark differenziert (Abb. 100) und treten nicht sehr hervor. Von ihnen sind die ersten 3 mit der Kante nach hinten gerichtet und durch eine Furche unterbrochen, die 4. Falte ist in der Mitte schwach nach vorn umgebogen und ihre Schenkel treffen sich in einer vertikalen Raphe, die eine darunterliegende Knochenspange bedeckt. Die 5. intermolare Falte tritt sehr stark zurück. Es handelt sich bei *Otomys* also um ein etwas abgewandeltes Rodentiermuster.

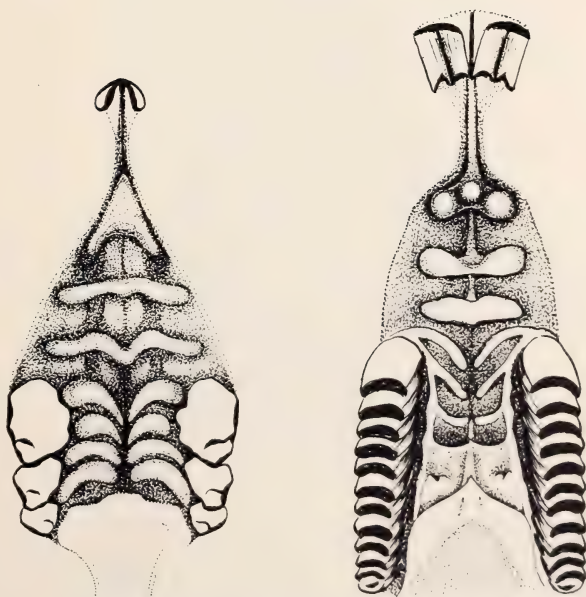


Abb. 99: *Lophuromys sikapusi* (aus Eisentraut)

Abb. 100: *Otomys irroratus* (aus Eisentraut)

Pogonomys forbesi

Das Gaumenfaltenmuster von *P. forbesi* aus Neuguinea ist ein typisches Muridenmuster mit 2 derben durchgehenden antemolaren und 4 unterbrochenen intermolaren Falten (Formel $2 - 4 = 6$). Hinter der letzten Falte ist noch eine bogenförmige konvex nach vorn verlaufende flache durchgehende Auffaltung vorhanden, die sich so stark von den übrigen Falten unterscheidet, daß ich sie kaum als „echte Falte“ ansehen möchte. Eine Zuordnung dieser wie auch der folgenden Art zu *Phloeomys* (vgl. diese) halte ich aufgrund des Gaumenfaltenmusters nicht für gerechtfertigt.

Chiropotomys sp.

Das aus Sumatra stammende Exemplar zeigt ebenfalls ein klares Muridenmuster mit der Faltenformel $2 - 5 = 7$ (Abb. 101). Es ist lediglich her-



Abb. 101: *Chiropotomys* sp.

vorzuheben, daß die als erste, und zwar unterbrochene intermolare Falte seitlich etwa in Höhe der Vorderkante des ersten Molaren ansetzt, ihre Schenkel jedoch in der Mitte nach hinten bis in den Bereich der Molaren umbiegen.

Pseudomys hermannsburgensis

Die in Australien beheimatete Art zeigt das klare Muridenmuster (Abb. 102).

Hydromys chrysogaster

Das Gaumenfaltenmuster der in Australien heimischen Art *H. chrysogaster* wurde von Tullberg untersucht und abgebildet (Abb. 103). Er schreibt: „Im Gaumen finden sich 3 vordere und 4 in der Mitte unterbrochene hintere Falten“ (p. 267). Dabei müssen wir wieder den mitgezählten faltenartigen Abschluß der Papillenregion abziehen, so daß dadurch die Formel $2 - 4 = 6$ entsteht.

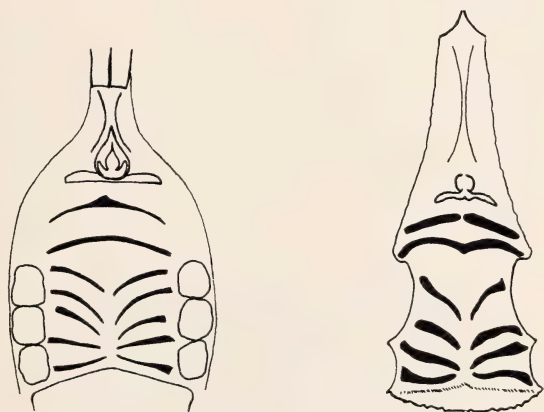


Abb. 102: *Pseudomys hermannsburgensis*

Abb. 103: *Hydromys chrysogaster* (nach Tullberg)

Ein mir selbst vorliegendes Exemplar von *Hydromys* sp. (ohne Fundort) zeigt ein ähnliches Faltenmuster wie das von Tullberg abgebildete von *H. chrysogaster*: Wir haben 2 derbe antemolare Falten, von denen die erste horizontal verläuft und durchgehend ist, die 2. in der Mitte schwach nach hinten einbiegt und in 2 etwas gegeneinander versetzte Schenkel aufgelöst ist. Die 4 intermolaren Falten sind sehr schwach ausgebildet und stehen asymmetrisch zueinander, so daß die Annahme naheliegt, daß ihnen keine besondere Funktion mehr zukommt.

Species incertae sedis

Das Gaumenfaltenmuster der beiden folgenden, von mir untersuchten Arten weicht von dem bisher gezeigten Muridenmuster sehr stark ab, so daß ich Bedenken habe, sie in die Familie der Muriden einzuordnen.

Phloeomys wurde bisher schon ohnehin auf Grund besonderer morphologischer Merkmale mit anderen Formen (die mir zur Untersuchung der Gaumenfalten nicht zugänglich waren) in eine besondere Unterfamilie (*Phloeomyinae*) gestellt, die hier zur Familie erhoben wird. Wir werden später noch einmal auf diese Formen zurückkommen.

Batomys salomonseni

Diese Gattung gehört zusammen mit *Carpomys* und anderen zu den offenbar in ihrer Verbreitung auf Montanwälder beschränkten Rodentiern der Philippinen. Es liegt mir leider nur *B. salomonseni* vor. Das Gaumenfaltenmuster dieser Art weicht auffallend von dem der meisten hier besprochenen Muriden ab. Zwar ist der Grundbauplan der gleiche; wir haben, wie gewöhnlich, 2 stark ausgeprägte durchgehende antemolare Falten. Dagegen ist das intermolare Gaumenfeld von zahlreichen dünnen, nur schwach entwickelten dicht stehenden Falten bedeckt, die mit Ausnahme der letzten in der Mitte unterbrochen sind (Abb. 104). Rechte und linke

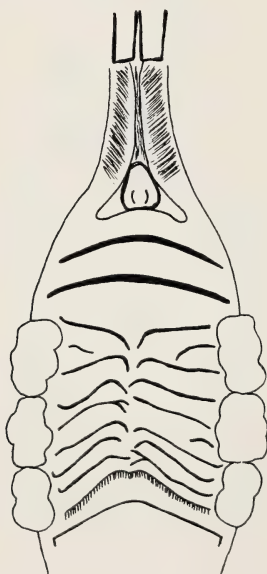


Abb. 104: *Batomys salomonseni*

Seite sind nicht ganz symmetrisch. Es sind 9 intermolare Falten zu erkennen, so daß die Faltenformel $2 - 9 = 11$ lautet. Ob hieraus taxonomische Konsequenzen zu ziehen sind, muß dahingestellt bleiben.

Phloeomyidae

Phloeomys cumingi

Die Art wurde bisher zusammen mit einigen anderen zu den Muridae (Unterfamilie Phloeomyinae) gestellt. Das Gaumenfaltenmuster ist aber (ganz abgesehen von den unterschiedlichen Zahnmerkmalen) von dem bei Muriden gefundenen so verschieden, daß ich empfehlen möchte, mindestens *Phloeomys* in eine besondere Familie zu stellen. Weitere Untersuchungen müssen zeigen, welche sonstigen Vertreter der bisherigen Unterfamilie mit aufgenommen werden müssen.

Hinter der mit seitlichen kugeligen Auftreibungen endenden Papillenregion liegen 2 große zusammenhängende antemolare Falten. Die Zahl der intermolaren Falten ist erstaunlich hoch und ihr Verlauf unregelmäßig und unsymmetrisch. Nur die ersten 2 Falten sind relativ breit und prominent ausgebildet. Die übrigen bilden nur dünne dicht aufeinanderfolgende Fältchen mit einem unsymmetrischen und unregelmäßigen Verlauf; insgesamt kann man etwa 20—22 aboralwärts immer undeutlicher und flacher werdende Falten erkennen; es handelt sich hier um ein bei Nagern völlig isoliert stehendes Muster (Abb. 105).



Abb. 105: *Phloeomys cumingi*

Gliridae

Bei den Schlafmäusen finden wir den gleichen Grundplan des Faltenmusters wie bei anderen Rodentiern, häufig jedoch eine Verminderung der Zahl der intermolaren Falten.

Glis glis

Zu den von Tullberg (1899) und Retzius gegebenen Beschreibungen und Abbildungen ist folgendes zu bemerken. Beide geben die Zahl der antemolaren Falten mit 3 an, wobei sie wieder den Hinterrand der Papillarregion als Falte mitzählen, was nicht angebracht erscheint. Retzius selbst ist ebenfalls dieser Überzeugung, wenn er am Ende seiner Ausführungen zu *Myoxus* (= *Glis*) *glis* schreibt: „Auch bei *Myoxus* kann man den hier als die vorderste Leiste beschriebenen Querwall als die hintere Kante der Papillenregion bezeichnen, in welchem Falle die Anzahl der Gaumenleisten als 7 statt 8 anzugeben wäre, was vielleicht richtiger ist“ (p. 141).

Was die intermolaren Leisten oder Falten betrifft, so gibt Retzius 5 an, zählt aber, wie aus der Abbildung ersichtlich, die dem knöchernen Abschlußbogen des harten Gaumens entsprechende Auffaltung mit. Er schreibt dazu: „Diese Leiste stellt eigentlich den hinteren Begrenzungsrand des harten Gaumens dar“ (141). Richtig erscheint mir daher — wie es auch Tullberg angibt — nur 4 intermolare, und zwar in der Mitte unterbrochene Falten anzunehmen, so daß wir die Formel $2 - 4 = 6$ anwenden können (Abb. 106).



Abb. 106: *Glis glis*

Eliomys quercinus

Das von mir untersuchte Exemplar eines Gartenschläfers (Abb. 107) hat 2 antemolare und 3 intermolare Falten. Formel: $2 - 3 = 5$.



Abb. 107: *Eliomys quercinus*

Dryomys nitedula

Auch bei Baumschläfer haben wir die gleiche Formel $2 - 3 = 5$. Bei dem einen untersuchten Stück ist die erste antemolare Falte in der Mitte stark nach hinten eingebogen.

Muscardinus avellanarius

Ein von mir untersuchtes adultes Exemplar und 3 geburtsreife Foeten lassen übereinstimmend 5 intermolare Falten erkennen, wohingegen Tullberg (1899) nur 3 angibt. Um die mögliche Variationsbreite festzustellen, wäre weiteres Material erforderlich.

Graphiurus murinus

Es wurden 7 im Muster übereinstimmende Exemplare untersucht. Die Faltenformel lautet $2 - 3 = 5$. Tullberg gibt für die gleiche Art ebenfalls 3 intermolare Falten an.

Für die größere Art *G. hueti* stellte Tullberg 4 hintere, also intermolare Falten fest.

Zapodidae

Zapus hudsonius

Für die zur Unterfamilie der Zapodinae gehörende Art *Zapus hudsonius* gibt Tullberg 3 vordere und 4 hintere Falten an. Jedoch ist aus der beige-

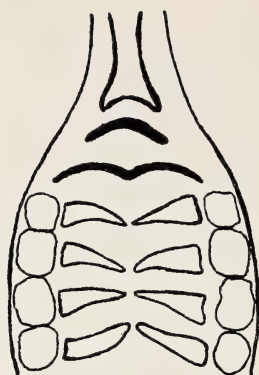


Abb. 108: *Zapus hudsonius* (nach Tullberg)

fügten Zeichnung (Abb. 108) klar zu erkennen, daß nach der von uns angewandten Methode nur 2 durchgehende antemolare Falten vorhanden sind, da der Abschlußbogen der Papillenregion nicht mitzurechnen ist. Die 4 intermolaren Falten sind in der Mitte unterbrochen.

Sicista

Bei 2 untersuchten Exemplaren der Birkenmaus, *S. betulina* (Sicistinae), lautet die Formel $2 - 4 = 6$. Die antemolaren Falten sind durchgehend, die intermolaren in der Mitte unterbrochen.

Tullberg schreibt über die Gaumenfalten der von ihm unter dem Namen „*Sminthus subtilis*“ angegebenen Art *Sicista subtilis* lediglich: „Der Gaumen hat die vorderen Falten gut entwickelt, nebst 4 teilweise unvollständigen hinteren Falten“ (p. 184).

Dipodidae

Jaculus

Ein untersuchtes Exemplar von *J. orientalis* zeigt 2 scharf profilierte antemolare Falten und 4 geteilte intermolare, von denen die erste noch gut entwickelt ist, die hinteren dann aber etwas flacher und undeutlicher in Erscheinung treten.

Tullberg (1899) schreibt über die Gaumenfalten von *J. jaculus* (= *Dipus aegyptius*): „Der Gaumen bietet die 3 gewöhnlichen vorderen und eine hintere, allerdings gleichfalls ziemlich weit vorn gelegene Falte nebst einigen unregelmäßigen Hervorragungen hinter dieser“ (p. 192). Ziehen wir wieder den von Tullberg als Falte mitgerechneten Abschluß der Papillenregion ab, so haben wir 2 antemolare Falten. Bei den intermolaren scheint die Tendenz zur Rückbildung zu bestehen.

HYSTRICOMORPHA

Bei den Hystricomorphen, zu denen sehr unterschiedliche Familien gestellt werden — wobei die Frage der verwandtschaftlichen Beziehungen noch umstritten ist —, macht sich wieder die Tendenz zur Rückbildung der intermolaren Falten bemerkbar. Es ist jedoch der allgemeine Rodentier-Bauplan des Gaumenfaltenmusters meist noch deutlich erkennbar.

Hystricidae

Hystrix

Zwei mir vorliegende sehr junge Exemplare von *H. galeata* zeigen eine gut ausgebildete mediane Raphe, die sich von vorn bis an das Ende des harten Gaumens erstreckt. Es sind 3 deutlich ausgeprägte, aber nicht sehr profilierte antemolare Falten vorhanden, deren Schenkel sich an der mittleren verbreiterten Raphe treffen. Aboralwärts schließen sich 5 sehr schwach hervortretende intermolare Falten an, deren Schenkel jedoch die Längsraphe nicht erreichen und leicht nach hinten umgebogen sind (Abb. 109). Das 2. Exemplar, ein Rohschädel, läßt nur noch die 3 der oben beschriebenen antemolaren Falten erkennen, während die intermolaren kaum mehr in Erscheinung treten.

Von *Hystrix cristata* beschreibt Tullberg (1899) das Gaumenfaltenmuster mit folgenden Worten: „Die vordere, vor den Backenzähnen gelegene Abteilung des Gaumens hat 3 Falten, und die hintere zwischen den Backenzahnreihen gelegene Abteilung 5 Falten, die sich in der Mittellinie zurückbiegen, einen spitzen Winkel bildend“ (p. 87). Nach der von Tullberg gegebenen Abbildung zu schließen, treten auch hier die hintersten Falten

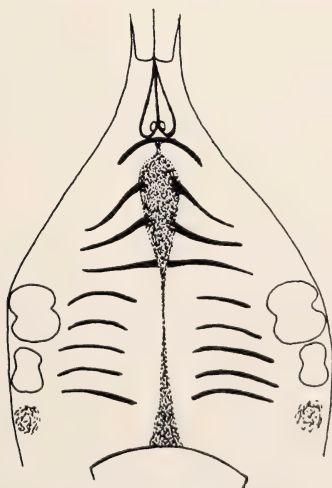
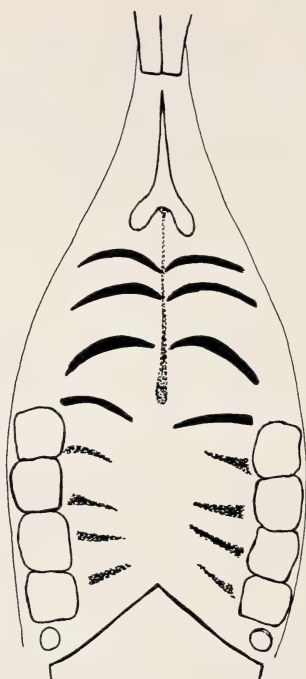


Abb. 109: *Hystrix galeata*

Abb. 110: *Atherurus macrourus*Abb. 111: *Thryonomys swinderianus*

nur sehr schwach hervor. Mir selbst liegt von *cristata* nur ein sehr junges Tier vor, bei dem die Zähne noch nicht durchgebrochen sind und die Falten noch sehr dicht beieinander liegen, sich daher noch nicht in antemolare und intermolare aufteilen lassen. Im ganzen jedoch sind es ebenfalls 8 Falten, so daß wir annehmen können, daß sich die ersten 3 zu antemolaren entwickeln werden. Von den 5 hinteren Falten sind nur die Schenkelpaare der beiden letzten sehr schwach ausgeprägt.

Acanthion javanicum

Der Gaumenabguß eines noch zahnlosen Jungen läßt ebenfalls 3 antemolare Falten erkennen, die in einem breiten erhabenen Mittelfeld zusammenfließen. Ferner sind 5 schwach ausgebildete unterbrochene intermolare Falten vorhanden, die durch eine nach hinten breiter werdende Mittelfurche getrennt sind.

Atherurus macrourus

Auch bei dieser Art haben wir hinter der zweizipflig auslaufenden Papillenregion 3 deutlich hervortretende, in der Mitte mit den Schenkeln eine

Längsraphe berührende antemolare Falten. Es folgt eine ebenfalls deutlich hervortretende, aber in der Mitte durch ein breites Zwischenfeld geteilte Falte, die am oberen Rand des ersten Prämolaren ansetzt und daher als erste intermolare Falte angesehen werden kann. Aboralwärts folgen 4 weitere, jedoch nur sehr schwach angedeutete und nur an den Seiten angelegte intermolare Gaumenfalten (Abb. 110).

Wir sehen also, daß die 3 Gattungen der Hystriidae ein sehr gleichmäßig angelegtes Muster haben, das sich durch das Auftreten von 3 antemolaren und 5 intermolaren Falten auszeichnet, welche letztere jedoch nur sehr schwach ausgebildet sind und kaum von funktioneller Bedeutung sein dürften.

Thryonomyidae

Thryonomys swinderianus

Sofern man die vorderste faltenartige Aufwölbung als zur Papillenregion gehörig ansieht, sind nur 2 derbe antemolare Falten vorhanden, deren Schenkel in der Mitte eng zusammenstoßen, so daß man eher von durchgehenden Falten sprechen kann (Abb. 111). Die erste intermolare Falte setzt vorn am ersten Molaren an, sie ist kräftig ausgebildet und wie die folgenden in der Mitte geteilt und nach hinten umgebogen. Auch die 2. intermolare ist noch deutlich entwickelt, die 3. dagegen bereits stark rückgebildet und die 4. nur noch angedeutet. Eine 5. intermolare fehlt, so daß der hintere intermolare Raum faltenfrei ist. Formel: 2 — 4 = 6.

Bathyergidae

Die beiden vorliegenden Vertreter der Sandgräber haben ein stark rückgebildetes Gaumenfaltenmuster, das sich nur schwer mit den bisherigen vergleichen läßt, da die Aufwölbungen auf dem Gaumen kaum noch als Falten erkennbar sind. Es ist also zu einer außerordentlich starken Faltenreduzierung gekommen.

Heterocephalus glaber

Eine hinter den Incisiven beginnende Längsfalte, die mit 2 rundlichen Verdickungen endet, wird als zur Papillenregion gehörig angesehen. Dahinter sind jederseits 3 „Faltenstücke“ zu erkennen, die jedoch nur noch als kurze, etwas längliche Tuberkel zu bezeichnen sind und in der Mitte durch einen weiten Zwischenraum getrennt werden.

Georhynchus capensis

Die von Tullberg gegebene Zeichnung läßt genau wie bei der vorhergehenden Art noch gerade eine schwache Faltenbildung erkennen. Tullberg

schreibt: „Der Gaumen hat keine eigentlichen Falten, nur ein paar an der Basis zusammenfließende Verdickungen in der vorderen Abteilung [also antemolar] und ein paar weniger deutliche zwischen den ersten Backenzähnen“ (p. 77).

CAVIOMORPHA

Die in ihrer Verbreitung ganz auf die neue Welt und vor allem auf Süd- und Mittelamerika beschränkten Meerschweinchenverwandten oder Caviomorphen zeigen uns recht bemerkenswerte und unterschiedliche Faltenmuster, die zum Teil etwas schwierig zu deuten sind und die vom gewöhnlichen Rodentier-Faltenmuster bis zur völligen Faltenlosigkeit reichen. Außer den eigenen Untersuchungen stehen vor allem wieder die Arbeiten Tullbergs zur Verfügung. Leider fehlen mir noch Vertreter einiger Familien.

Octodontidae

Octodon degus

Zu dieser Art schreibt Tullberg: „Der Gaumen hat 3 vordere und 5 bis 6 kleine hintere Falten“ (p. 142). Die beigegebene Abbildung läßt erkennen, daß wir — unter Abzug des von Tullberg mitgezählten Abschlußbogens der Papillarregion — nur 2 antemolare Falten und außerdem nur 5 intermolare erkennen können. Dies würde mit einer Faltenformel $2 - 5 = 7$ dem Faltenmuster vieler Muriden entsprechen.

Ctenomyidae

Ctenomys magellanicus

Nach Tullbergs Beschreibung hat der Gaumen „in der vorderen Abteilung nur eine unbedeutende Hervorragung und ermangelt im übrigen aller Falten“ (p. 146). Die von ihm beigegebene Abbildung zeigt im vorderen Gaumenteil die erwähnte „Hervorragung“ in Form einer rundlichen Papille, die der Papilla palatina entsprechen dürfte. Der Gaumen ist also faltenlos.

Echimyidae

Echimyus cayennensis

Auf der von Tullberg gebrachten Abbildung sind 2 gut entwickelte antemolare Falten vorhanden und eine ebenfalls gut ausgeprägte Falte an der Grenze des antemolaren und des intermolaren Abschnitts. Dahinter ist noch eine in Höhe des ersten Molaren liegende weitere Falte angedeutet. Der übrige intermolare Bereich ist faltenfrei (Abb. 112).

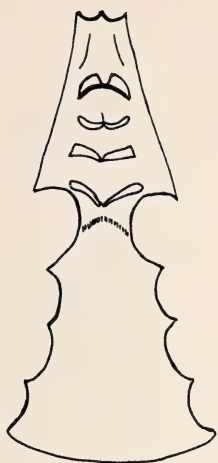


Abb. 112 (links): *Echinomys cayennensis* (nach Tullberg)



Abb. 113 (rechts): *Kannabateomys amblyonyx* (nach Tullberg)

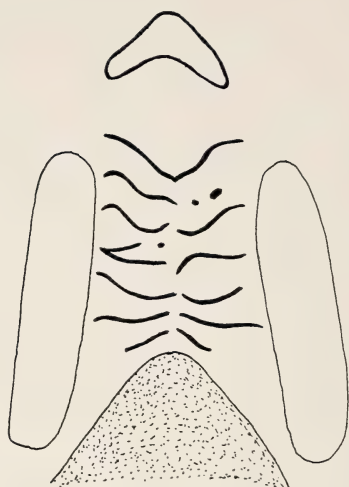
Kannabateomys amblyonyx

Tullberg schreibt: „Der Gaumen zeichnet sich hier in seinem hinteren Teil durch ungewöhnlich zahlreiche, aber kleine und ziemlich undeutliche Falten aus“ (p. 138). Ihre Zahl beträgt aufgrund der Zeichnung 10, die sämtlich in der Mitte unterbrochen sind (Abb. 113). Außerdem sind 2 durchgehende antemolare Falten vorhanden, so daß wir die Formel $2 - 10 = 12$ aufstellen können. Die Entstehung dieses ungewöhnlichen Gaumenfaltenmusters innerhalb einer Familie der Caviomorphen ist schwer zu erklären.

Myocastoridae

Myocastor coypus

Nach Tullberg ist der Gaumen des Sumpfbibers faltenlos und zeigt lediglich auf dem vorderen Teil eine „unbedeutende Wulst“. Auch Linton, der 2 Exemplare untersuchen konnte, schreibt, der Gaumen sei „practically devoid of rugae, it being only possible, by a careful examination, to find traces of rugae, which apparently correspond in number and position of those of the myomorph“ (p. 235). Der von Tullberg genannte Wulst dürfte zur Papillenregion gehören, da auch Linton das Vorhandensein einer Papilla palatina (= incisiva) erwähnt. Meine eigenen Untersuchungen stützen sich auf 5 Embryonen (Kopf-Rumpf-Länge 11 cm). Es konnten bei ihnen sehr schwach angedeutet 6—8 Falten festgestellt werden, ferner eine deutliche, etwa dreieckige Papillenregion im vorderen Teil des Gaumens (Abb. 114). Möglicherweise schwinden während der weiteren prä- und postnatalen Entwicklung die Falten mehr und mehr.

Abb. 114: *Myocastor coypus*

Chinchillidae

Lagostomus maximus

Eigene Untersuchungen an einem Gaumenabguß eines subadulten *Viscacha* stimmen mit den Angaben von Tullberg und Retzius überein, nämlich daß die zwischen den nach vorn etwas konvergierenden Backenzahnreihen liegende, sehr stark nach oben gewölbte Gaumenpartie faltenfrei ist.

Chinchilla laniger

Der Gaumenabguß eines erwachsenen Tieres läßt unmittelbar über dem ersten Molar ein winklig nach hinten verlaufendes und in den Molarenbereich hineinreichendes dünnes Fältchen und zwischen dem M^1 2 sehr schwach ausgebildete und nur an den Seiten angelegte Faltenschenkel erkennen. Im vordersten Teil des Gaumens ist eine deutliche Papilla palatina vorhanden (Abb. 115). Dies Gaumenbild stimmt mit der von Tullberg gegebenen Beschreibung überein.

Caviidae

Cavia

Nach Tullberg ist der Gaumen beim Hausmeerschweinchen faltenfrei; das gleiche besagt die Abbildung und Beschreibung von Retzius. Mir selbst liegt der Gaumen eines wilden Meerschweinchens (*Cavia* sp.) und zweier Hausmeerschweinchen (*Cavia apera porcellus*) vor. Bei beiden finden sich keine Falten. Wie das Foto (Abb. 116) erkennen läßt, konvergieren die Zahnreihen sehr stark nach vorn, so daß der Gaumenbereich sehr ab-

Abb. 115: *Chinchilla laniger* (Abguß)Abb. 116: *Cavia* sp.

gegrenzt ist. Bei 4 einem ♀ entnommenen Embryonen mit einer Scheitel-Steißlänge von 38 mm ist ebenfalls keine Spur von Falten vorhanden.

Microcavia australis

Genau wie bei *Cavia* ist der Gaumen frei von Falten, wie ein mir vorliegendes Exemplar zeigt.

Dolichotis patagonum

Der Gaumen eines subadulten Maras zeigt genau wie beim Meerschweinchen einen völlig faltenfreien intermolaren Gaumenbereich. Kurz vor den Molaren sind 1 Paar schwache und davor ein Paar längere, etwas spitz zulaufende zapfenartige Erhebungen zu erkennen, die man vielleicht als stark umgewandelte Falten ansprechen könnte.

Hydrochoeridae

Hydrochoerus hydrochaeris

Für die Untersuchung standen 6 Exemplare (juv., subad. und ad.) zur Verfügung. Wie Abbildung 117 zeigt, ist der zwischen den Zahnreihen



Abb. 117: *Hydrochoerus hydrochaeris*

liegende Gaumenbereich tief ausgewölbt und faltenfrei. Vor den Backenzähnen im hinteren Diastemaraum befindet sich median eine papillenartige Erhebung und vor ihr im Abstand von etwa 1 cm zwei Verdickungen nebeneinander. Es sind Gebilde, die schwer zu deuten sind.

Dasyproctidae

Überraschenderweise zeigen die untersuchten Vertreter dieser Familie wieder relativ gut ausgeprägte Gaumenfalten, die dem Rodentiermuster entsprechen, wie wir es z. B. in sehr deutlicher Ausprägung bei den Muriden kennengelernt haben.

Cuniculus paca

Tullberg schreibt: „Der Gaumen ist mit den 3 gewöhnlichen vorderen und 4 hinteren Querfalten versehen“ (p. 14). Meine eigenen Untersuchungen an einem Exemplar ergaben ein ähnliches Bild: Hinter einer aboralwärts scharf abgesetzten Papillenregion liegen 2 antemolare Falten, von denen die erste nur aus zwei kurzen knopfförmigen Schenkeln besteht und die zweite durchgehend, jedoch in der Mitte leicht nach hinten eingeknickt ist. Die 3., gut ausgebildete Falte setzt vor dem 1. Molar an, reicht aber mit ihren median nach hinten gebogenen Schenkeln in den Molarenbereich hinein. Die nachfolgenden 4—5 intermolaren Falten treten, aboralwärts zunehmend, weniger stark hervor.

Stictomys taczanowskii

Das Gaumenfaltenmuster eines von mir untersuchten Bergpakas ähnelt dem vorherigen sehr stark. Wir können 3 relativ gut ausgebildete antemolare und 5 nach hinten zunehmend flacher werdende intermolare Falten erkennen.

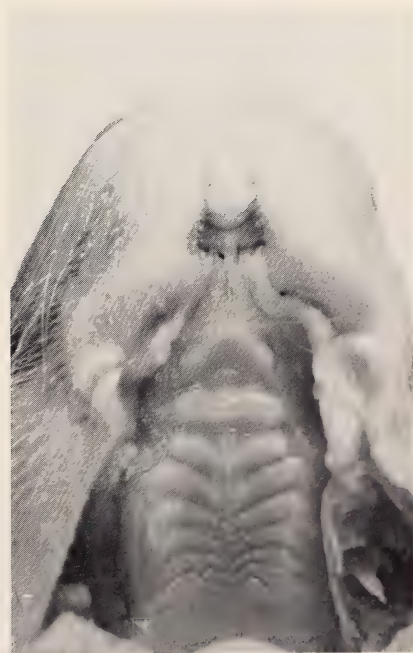


Abb. 118: *Dasyprocta aguti*

Dasyprocta aguti

Es konnten 5 Exemplare untersucht werden, und zwar 2 juv. und 3 ältere Embryonen. Letztere zeigen ein sehr klares Muster (Abb. 118): Hinter der mit 2 seitlich nach hinten gerichteten Ausläufern versehenen Papillenregion liegen 2 dicke antemolare Falten, die erste horizontal, die 2. in der Mitte nach hinten eingewinkelt. Es folgen 4 bis 5 vor allem aboralwärts etwas schwächer profilierte intermolare, von denen die erste bei den meisten Stücken durchgehend, bei einigen aber wie die übrigen geteilt ist. Die Zahl schwankt dadurch, daß die im hinteren Bereich des harten Gaumens liegenden Falten sehr gedrängt stehen und offenbar Zwischenfalten und Faltenstücke eingelagert sind. Dies hat dazu geführt, daß bei einem Jungtier unter Mitberücksichtigung von Teilstücken sogar 7 intermolare Falten gezählt wurden. Jedoch dürften 4 intermolare Falten die Regel sein, wie es bei einem jungen Exemplar der Fall ist. Dies geht auch aus der Beschreibung von Tullberg hervor, der sagt: „Der Gaumen hat in seinem vorderen Abschnitt die 3 gewöhnlichen Falten, und in der vorderen Hälfte des hinteren Abschnitts 4 in der Mitte abgebrochene Falten“ (p. 98). Dabei ist wieder zu berücksichtigen, daß Tullberg den in diesem Fall sehr faltenähnlichen Abschlußrand der Papillarregion mitgezählt hat.

Erethizontidae*Erethizon dorsatus*

Aus der von Tullberg gegebenen Gaumenzeichnung von einem offenbar sehr jungen, vielleicht sogar noch embryonalen Exemplar geht hervor, daß keinerlei Faltenbildung im intermolaren Teil vorhanden ist. Der vordere Gaumenteil wird von einigen unregelmäßigen, kaum als Falten anzusehenden Anschwellungen erfüllt, die durch Furchen voneinander getrennt bzw. eingekerbt sind. Es wäre sehr erwünscht, von dieser Familie weiteres Material zu untersuchen, um ein klareres Bild von den Gaumen der neuweltlichen Baumstachler zu erhalten.

CARNIVORA**(FISSIPEDIA)**

Das Gaumenfaltenmuster der Landraubtiere ist dem Primärtyp zuzurechnen, jedoch kommt es bei den einzelnen Familien zu mancherlei Differenzierungen. Bei der Auswertung der Literaturangaben und eigener Untersuchungen kann es wieder, aus den bereits schon mehrfach erwähnten Gründen, zu unterschiedlicher Beurteilung der Faltenzahl kommen. Häufig besteht die Tendenz zur Rückbildung der hintersten Falten.

Mustelidae

Mustela

Für *Mustela erminea* gibt Linton 9 Falten an, wobei er allerdings sagt: „The first is very indistinct and the eighth is also rudimentary, being only present close to the middle line“ (p. 242). Retzius beschreibt die vorderste Gaumenpartie mit folgenden Worten: „Dicht hinter den Schneidezähnen findet man eine verhältnismäßig nicht eigentlich kleine Papillenregion mit einer ziemlich großen, herzförmigen Papille in der Mitte und zwei Seitenfeldern, welche hinten mit einem wulstigen Rande abgeschlossen sind. Hinter diesem sind 7 Gaumenleisten vorhanden, von denen die 5 vorderen bogenförmig, die Konvexität nach vorn, angeordnet sind. In der Mittellinie sind die 3 ersten durch eine von der Papillenregion nach hinten ziehende schmale Firste miteinander verbunden; die hinteren sind dagegen in der Mitte in je 2 Arme geteilt. Die beiden hintersten sind unregelmäßiger, teils in Stücke zerfallen oder rudimentär, teils unter sich verbunden“ (p. 151). Bei den 2 von ihm gezeigten Fotos zähle ich einmal 6, das andere Mal 7 Falten, wobei der faltenartige Abschluß hinter der Papillenregion nicht mitgerechnet ist. Ein von mir untersuchter Gaumen hat bei gleicher Zählmethode 7 Falten, von denen die 4 vorderen im mehr oder weniger konvex nach vorn gewölbten Bogen verlaufen und durchgehen, während die hinteren 3 in der Mitte unterbrochen sind (Abb. 119). Eine gewisse individuelle Variation, besonders bei den hinteren Falten, scheint also vorzukommen. Eine solche individuelle Variation erwähnt Linton ausdrücklich für das Mauswiesel, *M. nivalis* (= *vulgaris*), und zwar wiederum im hinteren Gaumenfaltenbereich. Die Anzahl der Falten bei einem mir vorliegenden Mauswiesel beträgt 6, wobei die letzten 3 wieder in der Mitte unterbrochen sind; ihre Schenkel stehen nicht ganz symmetrisch.

Ein von mir untersuchter Nerz, *Mustela (Lutreola) lutreola* hat 7 Gaumenfalten, von denen nur die ersten 2 durchgehen, die 5 weiteren in der Mitte unterbrochen und mit ihren Schenkeln in der Mitte nach hinten um-



Abb. 119: *Mustela erminea*

gebogen sind. Die gleiche Faltenzahl hat ein Iltis, *M. (Putorius) putorius*, nur mit dem Unterschied, daß wie bei den Wieseln die letzten 3 Falten unterbrochen sind und die letzte etwas asymmetrisch verläuft.

Ganz allgemein ist also das Faltenmuster innerhalb der Gattung sehr ähnlich, es sind lediglich kleine individuelle Abweichungen vorhanden, unter die offenbar auch die oben genannten unterschiedlichen Gaumenfaltenzahlen fallen.

Martes

Der Baummarder, *M. martes*, der mir in 2 Exemplaren vorliegt, hat 6 gut ausgebildete Falten, und zwar ohne Mitberücksichtigung des Abschlußrandes der Papillenregion. Die erste Falte setzt in Höhe von P^1 an, ist durchgehend und in der Mitte leicht nach hinten eingedellt. Die 2., an der Vorderkante von P^2 gelegen, ist in der Mitte stark winklig nach hinten eingebogen, rechter und linker Schenkel sind aber noch durch einen Steg miteinander verbunden. Die weiteren 4 Falten, von denen die letzte am Vorderrand von M^1 ansetzt, sind in der Mitte unterbrochen. Einige kleine Erhebungen, die als Faltenreste gedeutet werden könnten, befinden sich hinter dem eigentlichen Faltenmuster.

Bei dem in 3 Exemplaren vorliegenden Steinmarder, *M. foina*, lassen sich 7 Falten feststellen, von denen die ersten 4 durchgehen oder doch rechter und linker Schenkel in der Mitte zusammenstoßen; nur die hinteren 3 Falten sind unterbrochen. Die letzte ist jedoch nur seitlich als kurzer Wulst angelegt (Abb. 120).

Ein von mir untersuchtes Exemplar von *M. pennanti* hat ebenfalls 7 Falten, und zwar 3 durchgehende und 4 in der Mitte geteilte. Außerdem

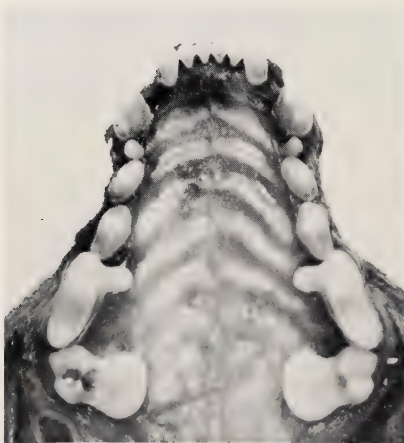


Abb. 120: *Martes martes*

ist von der 4. Falte an eine noch über das Gaumenfaltenmuster hinausreichende Längsfirste oder Raphe zu bemerken.

Eira barbata

Eine sehr junge Tayra mit noch vorhandenem Milchgebiß läßt 4 gut ausgeprägte durchgehende und gleichmäßig leicht konvex nach vorn gebogene Falten erkennen; dahinter liegt eine ebenfalls durchgehende, in der Mitte aber spitz ansteigende und nur ganz schwach hervortretende 5. Falte. Es muß zunächst dahingestellt bleiben, ob für die Tayra die geringe Faltenzahl typisch ist.

Gulo gulo

Retzius, der wohl als einziger den Gaumen vom Vielfraß untersucht und abgebildet hat, gibt folgende Beschreibung: „Vorn dicht hinter den Vorderzähnen, sieht man eine wenig erhabene, unregelmäßig rundliche Papille mit 2 etwas höckerigen Seitenfeldern, welche hinten mit scharfer, querer Kante endigen. Hinter derselben findet sich die vorderste eigentliche Leiste, welche in schwachem Bogen mit der Konvexität nach vorn quer über die Gaumenplatte verläuft. Dann folgen nach hinten etwa 6 ebenfalls bogenförmige, starke und ziemlich dicht und einander parallel gestellte Leisten, welche hinten immer kürzer werden, indem sie mit abgerundeten lateralen Enden immer weiter von der Zahnreihe entfernt endigen und also, wie beim Fuchs, eine seitliche Partie der Gaumenplatte von Leistenwällen frei lassen. Hinten werden sie zuletzt nur rudimentär, so daß sie nur durch Bruchstücke ersetzt sind, weshalb es schwer ist, ihre Zahl genau anzugeben. Sie endigen aber dicht hinter den hinteren Rändern der hintersten Molarzähne“ (p. 152).

Meles meles

Die hinter den Incisiven liegende Papillarregion zeigt in der Mitte die große birnenförmige Papilla palatina und seitlich davon einige Verdickungen; sie schließen beiderseits mit einem bogenförmig verlaufenden, an die Papille anstoßenden Hinterkante an. Unmittelbar dahinter und seitlich bis zum Vorderrand der Canini führend, verläuft schwach konvex nach vorn die erste Falte. Es folgen aboralwärts 6 weitere Falten, die durch eine nach hinten zunehmend breiter werdende Furche unterbrochen sind. Bei dem mir vorliegenden Exemplar ist rechts seitlich noch das Rudiment einer weiteren Falte zu erkennen. Retzius gibt ebenfalls 7 Falten an, von denen die letzten beiden schwächer ausgebildet seien.

Procyonidae

Nasua nasua

Die von Retzius (für *Nasua rufa*) gegebene Beschreibung und Abbildung stimmen mit den bei 3 von mir untersuchten Exemplaren von *Nasua nasua* gefundenen Gaumenfaltenmustern (Abb. 121) nahezu völlig überein,



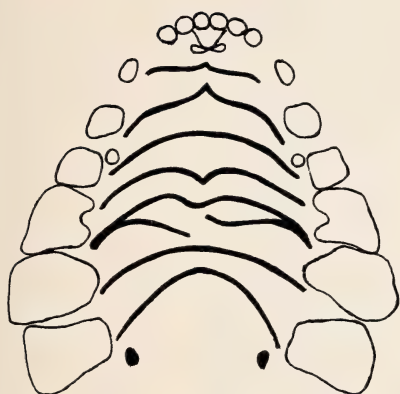
Abb. 121: *Nasua nasua*

mit der Ausnahme, daß im Gegensatz zu den Angaben von Retzius die erste seitlich von dem C ausgehende Falte in der Mitte nicht unterbrochen ist, sondern etwas spitz nach vorn zuläuft. Von den übrigen nach hinten zu mehr und mehr flacher verlaufenden Falten sind die 4 oder 5 letzten in der Mitte unterbrochen. Insgesamt sind 9 Falten vorhanden.

Ailuridae

Ailurus fulgens

Der mir in einem Exemplar vorliegende Katzenbär läßt hinter den Schneidezähnen eine kleine rundliche Papilla palatina erkennen. Es folgen 8 durchgehende oder doch mit den Schenkeln in der Mittel zusammenstoßende Falten, wobei jedoch die 5. und 6. seitlich miteinander verwachsen sind. Hinter dem Faltenfeld sind in Höhe des letzten Molars noch je eine seitliche Verdickung zu erkennen, vielleicht der Rest einer rückgebildeten 9. Falte (Abb. 122).

Abb. 122: *Ailurus fulgens*Abb. 123: *Ursus arctos*

Ursidae

Bei den nur als Foetus oder Neonat zur Verfügung stehenden Exemplaren sind die Faltenmuster und die Faltenzahl weitgehend übereinstimmend. Es fallen das sehr dicht hintereinander gestaffelte Faltenmuster und der stark konvex nach vorn geschwungene Verlauf der mittleren Falten auf. Es wäre immerhin möglich, daß sich im Laufe des Größenwachstums die Zwischenräume zwischen den Falten etwas erweitern. Fernerhin macht sich der Trend zur Reduktion der letzten Falten bemerkbar, so daß dann der regelmäßige Faltenverlauf verschwindet und nur noch undeutliche Anlagen und Teilstücke zu erkennen sind.

Ursus arctos

Bei dem von Retzius untersuchten Foetus verlaufen die beiden ersten Falten unregelmäßig, die folgenden 5 steigen ziemlich steil nach vorn an und sind in der Mitte, nach hinten zunehmend, unterbrochen. Es kommt dann noch eine Reihe schwach ausgebildeter unregelmäßiger, z. T. in Stücke aufgelöster Falten hinzu. Insgesamt kann man bei dem von Retzius beschriebenen Exemplar von etwa 10 Falten sprechen. Ein mir vorliegender neugeborener Grizzly (*U. arctos horribilis*) zeigt ein ähnliches Muster (Abb. 123). Nur die mittleren 5 bis 6 Falten zeigen einen symmetrischen Verlauf, die vorderen und die im hinteren Gaumenraum liegenden dagegen sind unregelmäßig, die letzteren z. T. nur als Rudiment erkennbar. Entgegen den Angaben von Retzius allerdings sind bei meinem Tier die

mittleren Falten nicht unterbrochen. Ihre Kanten sind scharf ausgebildet und nach hinten gerichtet.

Melursus ursinus

Den Gaumen eines neugeborenen Lippenbären zeigt Abb. 124. Wir sehen hier die gleiche dichte Folge von in der Mitte ziemlich steil ansteigenden durchgehenden Falten. Der Verlauf der ersten beiden Falten hinter der sehr deutlich ausgeprägten Papillarregion ist etwas irregulär. Es folgen dann 8 aboralwärts mehr und mehr schwächer werdende und seitlich zurückweichende Falten. Wir hätten also insgesamt ebenfalls etwa 10 Falten.

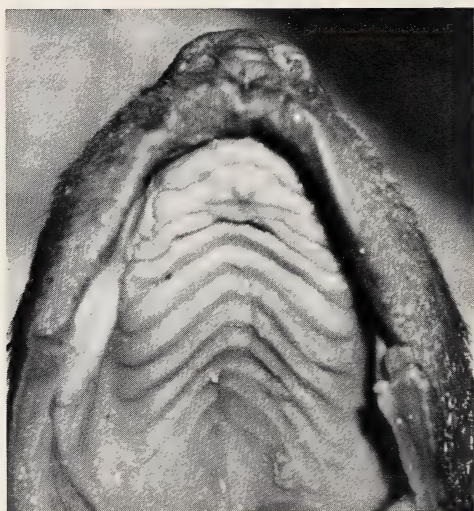


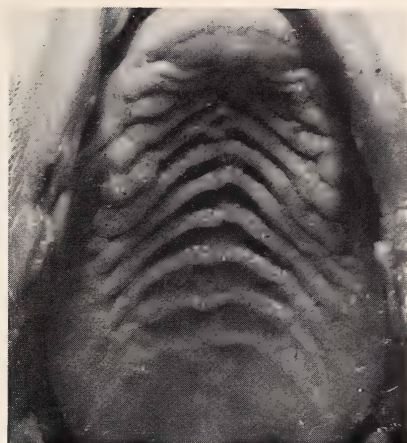
Abb. 124: *Melursus ursinus*

Tremarctos ornatus

Wie Abb. 125 zeigt, finden wir bezüglich des Faltenmusters eine Übereinstimmung zwischen dem neuweltlichen Brillenbären und den anderen hier besprochenen zwei Bärenarten. Die Faltenzahl beträgt wiederum etwa 10, wobei die oralwärts gelegenen stärker profiliert sind als die hinteren.

Canidae

Das Faltenmuster ist mit 8—9 Falten innerhalb der Familie recht einheitlich. Die sehr profiliert ausgebildeten und meist konvex nach vorn gebogenen Falten enden schon vor dem letzten Molar. Die hinteren Falten sind bisweilen unterbrochen oder verlaufen unsymmetrisch.

Abb. 125: *Tremarctos ornatus**Canis*

Für die Untersuchung des Gaumenfaltenmusters von *C. lupus* standen ein älterer Embryo und ein halbwüchsiges Exemplar zur Verfügung. Auf dem harten Gaumen sind deutlich 9 Falten sichtbar, wobei die die Papillenregion nach hinten abschließende faltenartige schmale Kante nicht mitgezählt wurde. Alle Falten sind durchgehend, jedoch in der Mitte — von vorn nach hinten etwas zunehmend — aboralwärts eingeknickt. Nur die 8. Falte macht eine Ausnahme, indem sie nur kurz ist und ihre Schenkel rechts und links nicht bis an die Zahnreihe heranreichen, während die anderen Falten sich seitlich längs der Zähne weit nach hinten erstrecken (Abb. 126). Bei dem halbwüchsigen Exemplar ist auf der rechten Seite zwischen 5. und 6. Falte nahe der Mittellinie ein kurzes Faltenstück eingelagert, wodurch der rechte Schenkel der dahinterliegenden Falte ein wenig nach hinten gedrückt wird. Im übrigen gleichen sich beide Exemplare. Es sind weitgehende Übereinstimmungen mit den nachfolgend beschriebenen Gaumenfaltenmustern von Haushunden festzustellen.

Für die Untersuchungen von *Canis lupus* f. *familiaris* standen 4 adulte Bastarde Wolf \times Pudel, 1 adulter Urwalddingo von Neuguinea (*C. l. f. hallstromi*) und Welpen von 10 Haushundrassen (meist nur in einem Exemplar) zur Verfügung, die sämtlich noch völlig zahnlos sind, also bald nach der Geburt eingegangen sein dürften. Die Wolf \times Pudel-Bastarde zeigen das Muster des Wolfes, wobei ebenfalls die 8. Falte nur relativ kurz, jedoch die 1. Falte auffallend dick ist. Beim Pudel-Welpen sind nur 8 Falten zu erkennen, jedoch zwischen vorletzter und letzter Falte befinden sich einige papillenartige Verdickungen, vielleicht Überreste einer früheren Falte. Von den übrigen Hundrassen sind nur beim Airdale und bei einem Neuguinea-Dingo 9 Falten zu zählen, wobei bei ersterem die 8. genau wie

Abb. 126: *Canis lupus*

bei dem Wolf sehr kurz und im vorliegenden Fall in der Mitte unterbrochen ist; beim Dingo sind die drei hintersten unsymmetrisch und daher schwer vergleichbar. Ferner ist bei einem Deutschen Kurzhaar nur die Andeutung einer sehr kurzen 8. Falte zu erkennen, die allerdings sehr dicht an der letzten (9.) Falte liegt. Auch hier könnte man insgesamt also noch von 9 Falten sprechen. Bei einem Welpen der Blauen Dogge ist nur auf der linken Seite zwischen vorletzter und letzter Falte die Andeutung einer Zwischenfalte zu erkennen, die infolge ihrer Unvollständigkeit und geringen Ausbildung kaum noch mitgezählt werden kann. Eine ähnliche Faltenandeutung zeigt ein Zwergdackel. Je ein Welpen von Spaniel, Whippet (Windspiel) und Nackthund zeigen im ganzen nur 8 Falten. Bei einem Chow-Chow und einem Setter-Welpen ist es zur Ausbildung eines Wolfsrachen gekommen, wobei die Falten in der Mitte durch einen breiten Spalt getrennt sind. Der Setter läßt immerhin 9 Falten erkennen, während beim Chow-Chow die Faltenzahl infolge der Mißbildung nicht mit Sicherheit (8 oder 9) festzustellen ist. Bei einem zweiten Setter mit einer nur schmalen Mittelspalte sind 8 Falten angedeutet.

Die vorliegenden Ergebnisse deuten darauf hin, daß bei den Haushunden die Entwicklung zum Wegfall der ohnehin unvollständig angelegten vor-

letzten Falte gegeben ist und damit die Tendenz zur Verminderung der Faltenzahl von 9 auf 8 Falten eintritt.

Das etwas undeutliche Gaumenfaltenmuster eines neugeborenen Schabracken-Schakals, *Canis mesomelas*, läßt 9 Falten erkennen, wobei allerdings die beiden letzten nur durch sehr kurze seitliche Faltenreste erhalten sind.

Bei *Canis aureus* sind 9 deutlich ausgeprägte und mit scharfer Kante versehene Falten vorhanden (Abb. 127), von denen die erste in Höhe der Canini, die letzte in der Höhe der M^1 ansetzt. Die Falten sind durchgehend und von vorn nach hinten zunehmend konvex nach vorn gebogen.



Abb. 127: *Canis aureus*



Abb. 128: *Vulpes pallidus*

Vulpes vulpes

Für den Rotfuchs liegt die Beschreibung und Abbildung von Retzius vor. Letztere läßt nach meiner Zählung 10 Falten erkennen. Mir selbst standen ein Foetus und 5 Jungfüchse zur Verfügung. Die Gaumenfaltenzahl beträgt fünfmal 9 und — infolge Einlagerung einer Zwischenfalte — zweimal 10. Die nach vorn gerichtete konvexe Krümmung der Falten nimmt aboralwärts ab, so daß die letzten Falten mehr oder weniger horizontal verlaufen. Die vorderen Falten, mindestens 5, haben einen größeren Abstand vonein-

ander und sind nach meinen Feststellungen durchgehend, teilweise mit einer medianen Einknickung, die hinteren dagegen meist unterbrochen.

Das Gaumenfaltenmuster des Bleichfuchses, *Vulpes pallidus*, gleicht dem des Rotfuchses weitgehend. Die Abbildung 128 läßt 9 Falten erkennen, von denen nur die beiden letzten in der Mitte durch einen schmalen Spalt unterbrochen sind.

Fennecus zerda

Zwei im Gaumenfaltenmuster völlig übereinstimmende Fenneks zeigen ein typisches Fuchs-Faltenmuster. Die erste der 9 Falten ist stark konvex nach vorn gebogen und rührt direkt an die Papillenregion. Die 3 nächsten Falten verlaufen weniger konvex, die 5. ist in der Mitte nach hinten eingeknickt und die letzten 4 sind in der Mitte durch eine Furche unterbrochen. Mit Ausnahme der letzten treten alle Falten sehr prominent hervor.

Cuon alpinus

Es liegen 2 neugeborene und 2 adulte Exemplare vor. Je einer von ihnen zeigt einen stark gestörten hinteren Faltenverlauf infolge von Verzweigung und Auseinanderfallen einzelner Falten. Bei den beiden anderen Stücken sind die letzten Falten schwer zu definieren. Die Gesamtzahl dürfte 8—9 betragen.

Nyctereutes procyonoides

Bei einem neugeborenen Marderhund sind 8 Gaumenfalten deutlich festzustellen, sämtlich leicht nach vorn ansteigend. Die ersten 6 sind durchgehend, die Schenkel der 2 letzten sind nur seitlich angelegt und lassen einen breiten mittleren Zwischenraum frei.

Chrysocyon brachyurus

Bei dem einen zur Verfügung stehenden Mähnenwolf sind auf dem langen schmalen Gaumen 9 prominente und mit scharfer Kante etwas nach hinten gerichtete Falten zu erkennen (Abb. 129), von denen die erste in der Mitte spitz, die mittleren konvex nach vorn verlaufen und die hinteren in der Mitte aboralwärts umbiegen. Die 8. Falte ist unterbrochen, und die rechten und linken Schenkel sind nur kurz und reichen seitlich nicht bis zur Zahnreihe. Es zeigt sich also eine erstaunliche Ähnlichkeit mit dem Muster von *Canis*. Bemerkenswert ist der Besatz mit teilweise dicken papillenartigen Höckern auf der Vorderfläche der Falten.



Abb. 129: *Chrysocyon brachyurus*

Viverridae

Genetta felina

Ein (seit 20 Jahren in Gefangenschaft gehaltenes) Weibchen von *G. felina* hat 3 leicht konvex nach vorn gebogene und durchgehende, dahinter 5 in der Mitte durch eine Furche unterbrochene Falten. Von ihnen ist die letzte nur noch sehr flach und verschwommen angelegt.

Auch bei *Genetta villiersi* sind die drei ersten scharf ausgeprägten Falten durchgehend. Die nachfolgenden 5 Falten flachen sich aboralwärts mehr und mehr ab und werden in der Mitte durch eine zunehmend breiter werdende Furche geteilt (Abb. 130). Auffallend sind die teilweise sehr großen körnchenartigen Papillenreihen in den Zwischenfeldern, die zwischen der 7. und 8. Falte das Aussehen einer eingelagerten Zusatzfalte haben.

Paradoxurus hermaphroditus

Hinter der Papillenregion, die durch eine große mediane Papilla palatina, 2 seitliche Anschwellungen und eine Abschlußleiste gekennzeichnet ist, verlaufen 3 derbe, breite, durchgehende Falten, die 1. und 3. schwach konvex nach vorn gebogen, die 2. mehr stumpfwinklig zulaufend. Es folgen

3 etwas schwächere in der Mitte unterbrochene und nach hinten umgebogene Falten. Den Abschluß bilden 2 nur seitlich angelegte kurze Falten-schenkel (Abb. 131). Die Zwischenfelder zwischen den Falten sind wiederum mit zahlreichen kleinen papillenartigen Erhebungen bedeckt. Diese Erscheinung finden wir auch bei anderen Schleichkatzen.



Abb. 130: *Genetta villiersi*

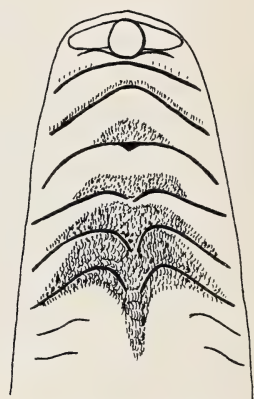


Abb. 131: *Paradoxurus hermaphroditus*

Herpestes

Die mir vorliegende Art *Herpestes (Herpestes) javanicus* in der Rasse *auropunctatus* läßt 9 deutlich ausgebildete Falten erkennen, wobei man die hinter der rundlichen Papilla palatina (mit seitlichen Anhängen) durch eine deutliche, wenn auch schmale Furche getrennte Querauffaltung in diesem Fall wohl als erste Gaumenfalte anerkennen muß. Es folgen 3 weitere durchgehende, etwas konvex nach vorn gebogene Falten mit leichter medianer Eindellung. Dahinter liegen 2 in der Mitte mit ihren Schenkeln zusammenstoßende und 3 weitere durch eine vertikale Furche getrennte Falten. Die Scharfkantigkeit der Falten nimmt von vorn nach hinten ab, so daß die letzten nur mehr leicht gerundet erscheinen. Hinter der 9. Falte kann man noch rechts und links je eine schwache Aufwölbung erkennen, die als stark reduzierte 10. Falte angesehen werden könnte. Außerdem sieht man zwischen der 6. und 7. Falte die rechts und links ungleichmäßig aus-

gebildete Anlage für eine Zwischenfalte. Durch diese Ungleichmäßigkeit liegen die dahinter folgenden Falten ebenfalls etwas unsymmetrisch.

Das von Retzius beschriebene und abgebildete Gaumenfaltenmuster von *Herpestes ichneumon* weist 10 Falten auf.

Mungo mungo

Nach der Beschreibung von Linton hat die Zeboramanguste 9 Falten. Von diesen sind die 2. bis 5. durchgehend, die übrigen in der Mitte geteilt. Zwischen den letzten 3 oder 4 Falten sind einige Faltenteilchen zu erkennen.

Ichneumonia albicauda loempo

Von den untersuchten Schleichkatzen hat *I. albicauda* mit 11—12 Falten die höchste Zahl, wobei zu erwähnen ist, daß bei dem einen zur Verfügung stehenden Exemplar in der hinteren Gaumenhälfte die Falten etwas unsymmetrisch verlaufen und zum Teil unvollständig ausgebildet sind. Die vorderen Falten treten sehr markant hervor und sind mit scharfem Rand versehen, die hinteren dagegen sind schwächer ausgebildet und in der Mitte unterbrochen.

Hyaenidae

Hyaena striata

Ein Foetus der Streifenhyäne zeigt bereits ein klar ausgebildetes Faltenmuster (Abb. 132). Unserem bisherigen Vorgehen folgend, wird der falten-



Abb. 132: *Hyaena hyaena*

artige Abschlußrand der Papillenregion nicht als Falte mitgezählt, obgleich man gerade in diesem Fall etwas im Zweifel sein könnte. Es folgen 3 durchgehende und dahinter 6 unterbrochene Falten, deren Schenkel aboralwärts immer mehr nach der Seite zurückweichen. Die vorletzte Falte ist stark reduziert, und von ihr sind nur 2 kurze Schenkelstückchen sichtbar. Sehr bemerkenswert sind die vielen Papillen, die die Zwischenfelder bedecken und im vorderen Teil des Gaumens als längliche spitze, in Reihen angeordnete und nach hinten gerichtete Zähnchen ausgebildet sind, im hinteren Gaumenbereich dagegen mehr und mehr nur als kurze Erhebungen oder Körnchen in Erscheinung treten.

Felidae

Die Zahl der Falten ist bei den hier untersuchten Feliden relativ gering. Offenbar ist es zu einer Faltenreduktion im hinteren Abschnitt des harten Gaumens gekommen, worauf stark rudimentäre Faltenreste hindeuten.

Felis silvestris

Das Faltenmuster auf dem sehr breiten Gaumen unserer Wildkatze, *F. silvestris silvestris*, ist aufgrund der 3 mir vorliegenden Exemplare sehr symmetrisch angelegt. Rechnen wir — im Gegensatz zu Retzius — den hinter der gut ausgebildeten ovalen Papilla palatina liegenden bogenförmigen Abschluß nicht mit, so können wir 6 gut entwickelte, schön geschwungene und im allgemeinen konvex nach vorn gerichtete Falten erkennen (Abb. 133), die bis zum seitlichen Gaumenrand reichen. Hinter der 6. liegt noch eine mediane, sehr kurze, in der Mitte geteilte 7. Falte, die Retzius mit Recht als rudimentär bezeichnet. Völlig damit übereinstim-

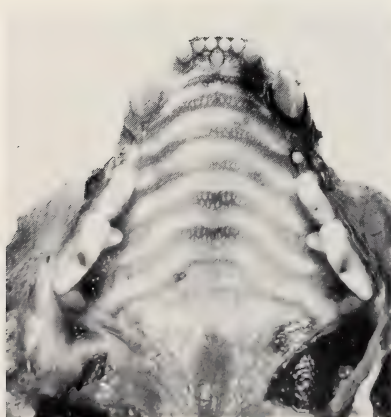


Abb. 133: *Felis silvestris*

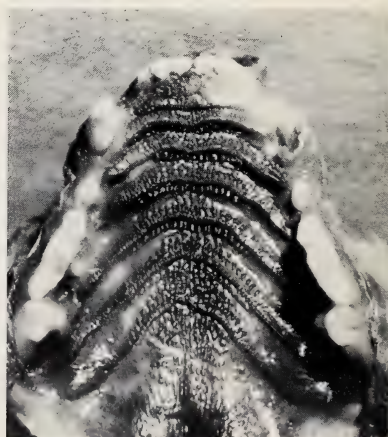


Abb. 134: *Leopardus geoffroyi*

mend ist der Faltenverlauf bei einer von mir untersuchten Falb-Katze, *F. s. libyca*. Auch bei den von Retzius untersuchten und abgebildeten Hauskatzen findet sich genau das gleiche Muster. Auffallend — und dies gilt für alle untersuchten katzenartigen Carnivoren — sind die vielen Kleinstpapillen, die zum Teil linear angeordnet, zum Teil aber auch wahllos die Seitenwälle und Zwischenräume der Falten bedecken. Retzius beschreibt diese Bildungen mit folgenden Worten: „Bei genauer Untersuchung erkennt man, daß sowohl diese rudimentären als auch alle die übrigen, ausgebildeten Stücke [Falten] an ihren Rückenanten mit je einer Reihe von kleinen Zacken oder kleinen papillären Erhabenheiten versehen sind, und sowohl vor als hinter den Leisten steht je eine Reihe von ähnlichen rundlichen Knöpfchen; ferner sieht man in den Feldern zwischen den Leisten eine Menge zerstreuter derartiger kleiner Papillen. Hierdurch gewinnt die Gaumenplatte ein sehr zierliches Aussehen. Auch in dem hintersten Felde sind derartige Knöpfchen, obwohl spärlicher, vorhanden“ (p. 151).

Auch Linton hat wie Retzius bei der Untersuchung der Gaumenfalten der Katzen noch eine vorderste, durch die Papilla palatina geteilte Falte mitgezählt. Dies ist sicherlich nicht berechtigt, da eine solche faltenähnliche Bildung ganz im Bereich der Papillenregion liegt. Außerdem hat Linton bei der Hauskatze (im Gegensatz zum Löwen) noch eine zusätzliche Falte (zwischen den von ihm als 4. und 5. angesehenen Falten) festgestellt. Hier dürfte es sich um einen Irrtum oder um eine individuelle Variation handeln.

Leopardus

Drei zur Verfügung stehende Exemplare von *L. geoffroyi* gleichen sich im Gaumenfaltenmuster völlig, stimmen aber auch im wesentlichen mit dem von *Felis silvestris* erstaunlich gut überein. Auch die kurze reduzierte 7. Falte in der Mitte des Gaumens ist vorhanden. Wie Abb. 134 zeigt, steigen die hinteren Gaumenfalten etwas steiler an als bei der Wildkatze.

Auch das Gaumenfaltenmuster eines jungen von mir untersuchten Exemplares von *Leopardus tigrinus* zeigt in Zahl und Form der Falten keine wesentlichen Unterschiede.

Neofelis nebulosa

Da der Gesichtsschädel etwas länger ist als bei den vorigen Arten, stehen die Gaumenfalten weiter voneinander entfernt. Im Prinzip gleicht das Muster weitgehend dem der besprochenen Feliden, die 7. Falte jedoch reicht seitlich weiter an die Molaren heran, und die Oberkante der 6. Falte ist — wahrscheinlich als individuelle Variation — im medianen Bereich gespalten.

Panthera leo

Linton gibt eine Beschreibung und Abbildung des Gaumenfaltenmusters von *P. leo*. Danach stimmt das Faltenmuster weitgehend mit dem von *Felis* überein. Wir zählen 7 deutlich ausgeprägte Falten. Es wurde bereits ausgeführt, daß wir eine im Bereich der Papillenregion liegende Auffältelung nicht mitzählen, die Linton veranlaßt hat, 8 Falten anzunehmen. Hinter der letzten deutlich ausgeprägten Gaumenfalte des Löwen finden sich nach Linton mehrere unregelmäßig verteilte Faltenstückchen, die er als rudimentäre Reste von ehemaligen Falten ansehen möchte.

PINNIPEDIA

Wie bereits Retzius feststellte, sind bei keinem der von ihm untersuchten Pinnipieder „die Gaumenleisten in ihrem bei den Fissipediern vorkommenden ursprünglicheren Typus erhalten, sondern sie sind im Gegenteil mehr oder weniger unregelmäßig und in verschiedene Stücke aufgelöst; bei einigen Tieren sind sie im Schwinden begriffen, bei anderen sogar ganz verschwunden“ (p. 153). Dies bestätigen auch meine eigenen Untersuchungen an 2 weiteren, bisher noch nicht berücksichtigten Arten.

Phocidae

Phoca vitulina

Der von Retzius untersuchte Foetus eines Seehundes läßt eine mit großer medianer Papilla palatina versehene Papillenregion erkennen. Retzius schreibt dann: „Die dahinter liegende große Leistenregion zeigt vorn in der Mitte einen sich nach hinten ausgleichenden Kamm und jederseits von ihm kürzere oder längere Stücke von der Quere nach angeordneten Leisten, welche alle aus höcker- oder papillenartigen, etwas zugespitzten Auswüchsen zusammengesetzt sind. Wie die Fig. 7 zeigt, sind diese Leistenstücke ohne bestimmte Anordnung über die Gaumenfläche zerstreut, so daß es sich nicht lohnt, sie eingehender zu beschreiben. In der Medianpartie sind sie hinten nicht vertreten“ (p. 154).

Phoca vitulina läßt also noch ein zwar irreguläres, im übrigen aber doch deutliches Gaumenfaltenmuster erkennen.

Halichoerus gryphus

Auch für die Kegelrobbe können wir den durch eine beigefügte Abbildung (Abb. 135) gestützten Ausführungen von Retzius folgen. „Hinter den Schneidezähnen sieht man die rundliche Papilla palatina mit einer von ihr nach vorn hin auslaufenden sehr schmalen Firste und einer etwas dickeren Firste nach hinten. Sowohl an der Papille selbst wie an den Seitenteilen der Region sind kleine Höckerchen und Wülste sichtbar. Einen die Region

hinten begrenzenden Wall findet man aber auch hier nicht, wohl aber weiter hinten eine aus zwei Seitenarmen bestehende Leiste, die von der Medianfirste der Quere nach und nach außen sowie etwas nach vorn gebogen verlaufen.

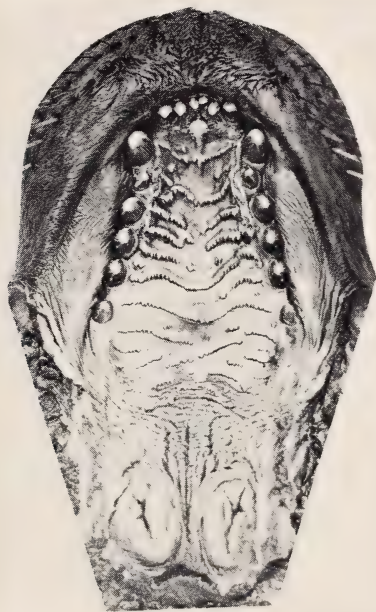


Abb. 135: *Halichoerus gryphus* (aus Retzius)

Dahinter erkennt man in der eigentlichen Leistenregion, die hinten ansehnlich verbreitert weit und hinter den Molarzahnreihen abgerundet endigt, gewissermaßen zwei Partien, nämlich eine vordere, in welcher die in je zwei Seitenarme getrennten Leisten mit ihren Stücken schräg nach außen-vorn gerichtet sind und sich sonst in verschiedener Weise biegen, und eine hintere, breitere, wo die langen Leisten in der Medianlinie teils zusammenhängen, teils unterbrochen sind und mehr gerade der Quere nach verlaufen. Zwischen ihnen treten einzelne lose Leistenstücke auf, und hinten lösen sie sich in eine Anzahl unregelmäßiger Stücke auf, welche ohne bestimmte Anordnung über die Fläche zerstreut sind; die hintersten richten sich schief nach außen-hinten" (p. 154).

Wie bei *Phoca* ist also auch bei *H. gryphus* noch ein zwar irreguläres, aber deutliches Faltenmuster zu erkennen.

Pusa hispida (= *foetida*)

Retzius konnte 6 Exemplare der Ringelrobbe untersuchen, die in der typischen Gestaltung des Gaumens übereinstimmen, jedoch eine beträcht-

liche Variation im Faltenmuster erkennen lassen. Hinter der aboralwärts nicht abgegrenzten Papillarregion beginnt die Leisten- oder Faltenregion. Bezüglich ihrer Ausbildung schreibt Retzius u. a.: „In der Leistenregion unterscheidet man einen kleinen medianen Kamm, der sich mehr oder weniger weit nach hinten spüren läßt, und beiderseits von ihm eine Anzahl von Leistenarmen, von denen sich je zwei an dem Kamm begegnen und als echte Gaumenleisten zu bezeichnen sind.“ „Dahinter folgt an solchen Gaumen, deren Leisten kräftiger entwickelt sind, eine Anzahl von drei der Quere nach angeordneten, schmalen, mehr oder weniger wellenförmig gebogenen Leisten, welche im ganzen zusammenhängend oder doch in der Medianlinie unterbrochen sind.“ „Hinter dieser Partie ist das ganze, allmählich verbreiterte, ausgehöhlte Feld des harten Gaumens beiderseits von der Medianlinie von einer Menge dicht stehender kleiner, schmaler Leisten und Leistenstücke besetzt; vorn sind dieselben mehr der Quere nach, hinten immer mehr von vorn-innen nach hinten-außen gerichtet. Auch verlaufen sie oft etwas wellenförmig oder geschlängelt und alternieren hier und da miteinander“ (p. 153).

Wie erwähnt, ist ein hoher Grad an Variabilität vorhanden, der stets ein Anzeichen von Rückbildung ist. Im Vergleich zu den beiden vorhergehenden Arten ist bei der Ringelrobbe diese Rückbildung bereits weiter fortgeschritten.

Pagophilus groenlandicus

Es steht mir der Gaumenabguß eines Foetus zur Verfügung. Wie Abb. 136 zeigt, sehen wir am Vorderende des Gaumens eine große, gut

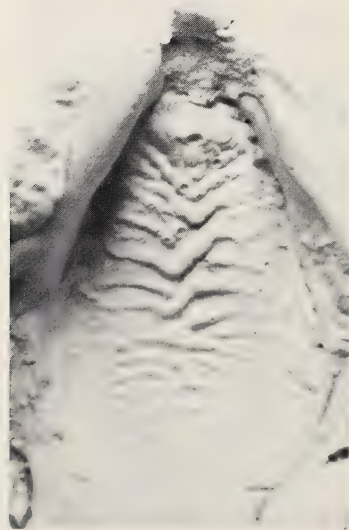


Abb. 136: *Pagophilus groenlandicus* (Abguß)

ausgebildete Region der Papilla palatina. Im übrigen aber ist das Gaumenfaltenmuster der Sattelrobbe völlig unregelmäßig und unsymmetrisch auf beiden Seiten. Man kann von einer sehr hohen Faltenzahl — etwa 12 bis 15 — ausgehen. Die vorhandenen Falten und Faltenbruchstücke sind sehr flach. Ganz allgemein deutet die völlige Regellosigkeit auf ein Schwinden der Faltenfunktion.

Hydrurga leptonyx

Retzius konnte den Gaumen eines Foetus vom Seeleoparden untersuchen und fand ihn „ganz glatt, ohne alle Querleisten“ (p. 155). Am vorderen Ende des Gaumens war lediglich eine rundliche Papilla palatina und in der mittleren und hinteren Gaumenregion eine „mediale Firste“ festzustellen. Beim Seeleoparden ist es also zum völligen Verschwinden der Gaumenfalten gekommen.

Otariidae

Aus der Familie der Ohrenrobben liegt mir selbst kein Material vor, und Retzius (1906) erwähnt lediglich, daß er einen Rohschädel eines Seelöwen (wahrscheinlich *Zalophus californianus*) untersucht habe und auf der noch vorhandenen Gaumenschleimhaut keine Querfalten feststellen konnte, ebenso wie es bei dem Seeleoparden der Fall gewesen sei.

Odobenidae

Odobenus rosmarus

Auf dem Gaumenabguß eines neugeborenen Walrosses findet man keinerlei deutliche Faltenbildung. Am vordersten Ende befindet sich eine rundliche Aufwölbung, die als Papilla palatina anzusehen ist. Im vorderen Gaumenraum sind 2 aufeinander zustrebende flache Furchen zu sehen, die sich nach hinten zu einer medianen Furche vereinigen. Rechts und links von ihr sieht man ganz flache, kaum hervortretende und durcheinander liegende Fältelungen, die vielleicht als Rudimente ehemaliger Gaumenfalten aufzufassen sind, denen man aber jede funktionelle Bedeutung absprechen muß.

LAGOMORPHA

Bei den Lagomorphen finden wir ein Gaumenfaltenmuster, das von dem der bisher behandelten Ordnungen sehr verschieden und am ehesten mit dem Muster der Ungulaten (im weitesten Sinne) vergleichbar ist. Während wir bisher von einem einfachen oder aber einem differenzierten Primärtyp gesprochen haben, können wir das Gaumenfaltenmuster der Lago-

morphen als einen Staffeltyp bezeichnen, der durch zahlreiche hintereinander gestaffelte Falten charakterisiert ist. Am ausgeprägtesten finden wir ihn dann bei den Perissodactylen und Artiodactylen.

Leporidae

Lepus

Retzius unterscheidet am Gaumenfaltenmuster seiner „Duplicidentaten“, und zwar bei *Lepus* und *Oryctolagus*, 2 Faltengruppen: die zwischen den Backenzahnreihen stehenden Falten, nämlich 4 an der Zahl, und die den Diastema-Raum ausfüllenden wesentlich zahlreicheren Falten. Ich selbst sehe keine begründete Veranlassung, eine solche Zäsur im Gaumenfaltenmuster zu machen.

Nach meinen Beobachtungen an *Lepus europaeus* sind die hinteren Falten zwar etwas dünner und stehen enger beieinander als die vorderen. Dieser Unterschied macht sich aber nicht abrupt, sondern nur in einem gleitenden Übergang bemerkbar. Aufgrund der mir vorliegenden Exemplare kann das Faltenmuster etwas variieren, und zwar durch unsymmetrischen Verlauf der Falten rechts und links und durch Auftreten von Faltenbröckchen im Mittelfeld. Daher ist auch die genaue Angabe der Faltenzahl etwas schwierig.

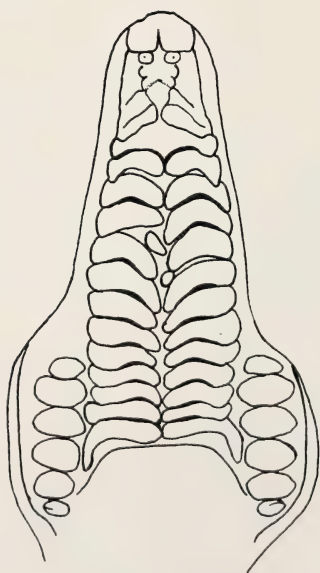


Abb. 137: *Lepus timidus*



Abb. 138: *Lepus crawshayi*

Die Papilla palatina ist als relativ große länglich-eckige Platte ausgebildet, flankiert von 2 länglichen Fortsätzen. Die dahinter beginnenden Falten sind mit der Oberkante etwas nach hinten gerichtet. Die Falten selbst sind relativ weich. Ihre Anzahl dürfte bei *L. europaeus* 12—13 betragen und kann für *L. timidus* (Abb. 137) in Übereinstimmung mit Retzius mit 14 bis 15 angegeben werden, wobei jedesmal die Abschlüßauffaltung des knöchernen Gaumens nicht mitberücksichtigt wird. Die hinterste Backenzahnregion ist faltenfrei.

Das Muster von *Lepus crawshayi* mit etwa 12—13 Falten ähnelt dem der europäischen Hasen. Erwähnenswert ist ein stärkeres Auseinanderfallen der mittleren und hinteren Falten (Abb. 138).

Oryctolagus cuniculus

Das Gaumenfaltenmuster entspricht dem des Hasen fast vollständig. Es kann nur anhand eines größeren Materials geklärt werden, ob etwaige kleine Unterschiede, wie sie auch von Retzius angegeben werden, konstant sind. Das Hauskaninchen hat nach meinen Beobachtungen das gleiche Gaumenfaltenmuster wie das Wildkaninchen.

Retzius hat die verschiedenen fortschreitenden ontogenetischen Stadien beim Kaninchen hinsichtlich der Entwicklung der Gaumenfalten untersucht und konnte feststellen, daß schon Embryonen von 2,3 cm Länge die Falten, vor allem an den Seiten, als Gaumenwälle deutlich ausgeprägt haben, und zwar bei noch nicht ganz geschlossenem knöchernen Gaumen. Es finden lediglich im Zuge der Größenzunahme entsprechende Veränderungen in den Proportionen und eine Vergrößerung der Faltenzwischenräume statt.

Sylvilagus brasiliensis

Ein Foetus von *S. brasiliensis* läßt 12 bereits gut ausgebildete Gaumenfalten erkennen, die bemerkenswerterweise sämtlich durchgehend sind. Die ersten 4 sind in der Mitte spitz nach vorn, die hinteren 8 spitz nach hinten gerichtet.

Ochotonidae

Ochotona

Schulze (1916) gibt in seiner Arbeit über die Lippen- und Wangenschleimhaut der Säugetiere (IV, Rodentia duplicidentata) je eine Abbildung von *Ochotona alpina* und *O. nepalensis*. Wie zu erwarten, ist der Grundtyp oder Bauplan des Gaumenfaltenmusters der Pfeifhasen der gleiche wie bei den Leporiden. Die Gaumenfalten reichen aboralwärts nur bis etwa zur Mitte der Backenzahnreihe, so daß der hintere Raum faltenfrei bleibt (Abb. 139). Die Zahl der Falten ist etwas geringer und beträgt etwa 10 bis 11, je nachdem, wie weit man die vordersten geteilten Faltenbildungen seitlich der Papilla palatina mitzählt. Die Kante der Falten ist wieder nach hinten gerichtet.

Abb. 139: *Ochotona alpina* (nach Schultze)

„UNGULATA“

Die „Huftiere“ im weitesten Sinne, wie sie früher im System aufgeführt wurden, haben mit wenigen Ausnahmen ein Gaumenfaltenmuster, das wir, wie bereits bei den Lagomorphen erwähnt, aufgrund der dichten Faltenfolge als Staffelmuster bezeichnen wollen. Bei den Perissodactylen und Artiodactylen unterscheiden sich die verschiedenen Formen oft nur durch die Anzahl der Falten. Rückbildungen oder Abweichungen finden wir bei den Sirenen und Proboscidiern.

TUBULIDENTATA

Orycteropodidae

Orycteropus afer

Das Gaumenfaltenmuster der vor allem auf Termiten als Nahrung spezialisierten Erdferkel kann als differenzierter Staffeltyp bezeichnet werden. Aus der Literatur liegt eine Beschreibung und Abbildung von Linton vor. Mir selbst stand ein neugeborenes Exemplar zur Verfügung. Bei beiden verläuft das Faltenmuster links und rechts nicht ganz symmetrisch, indem manche Falten nur einseitig angelegt sind oder eine Verschiebung der normalerweise in der Mitte zusammenstoßenden Schenkel erfolgt ist. Wenn Linton 13 voll entwickelte Falten zählt und weiterhin angibt: „Between each is a secondary ridge, better marked at the anterior part of the palate, while posteriorly it is only indicated by a row of small, low papillae,“ (p. 222), so kann ich dem anhand der Feststellungen an dem mir vorliegenden Exemplar nicht voll zustimmen. Ich finde gerade im hinteren Gaumenabschnitt teils einseitig, teils beiderseits angelegte Falten, die nicht bis zur Mitte — wo eine dünne Raphe von vorn nach hinten verläuft — heranreichen; im mittleren Bereich sind bisweilen Reihen von

kleinen Papillen zwischen den Hauptfalten eingelagert. Unter Mitberücksichtigung der nicht voll ausgebildeten Falten beträgt die Gesamtzahl etwa 15 (Abb. 140).



Abb. 140: *Orycteropus ater*

Die Falten selbst sind nur sehr flach angelegt. Die Schenkel steigen von den Seiten nach der Mitte zu an und bilden einen stumpfen Winkel. Die Schneiden oder Kanten der Falten sind nach hinten gerichtet. Sicherlich dienen sie, wie z. B. bei den Pholidota oder den Myrmecophagiden, dazu, die von der klebrigen Zunge aufgenommenen Termiten, die die Hauptnahrung bilden, beim Wiedervorschnellen der Zunge abzustreifen. Da *Orycteropus* Backenzähne besitzt, dürfte möglicherweise der winkelförmige Verlauf der Falten mithelfen, die aufgenommene und von der Zunge abgestreifte Nahrung in den Bereich der Backenzähne gelangen zu lassen.

SIRENIA

Trichechidae

Trichechus manatus

Es standen mir ein frishtotes voll erwachsenes Weibchen und ein Foetus zur Verfügung. Der vordere Teil des adulten Oberkiefers (Abb. 141) wird von

Abb. 141: *Trichechus manatus*

einem weichen Polster eingenommen, das mit einem auf der Spitze stehenden Viereck abschließt, das offenbar die Papilla palatina darstellt. Der nachfolgende, bis zum Beginn der Backenzähne reichende vordere Gaumenteil ist durch eine mittlere Längsfurche geteilt, von der schräg nach vorn-außen gerichtete längliche Wülste ausgehen, die wir wohl als Gaumenfalten ansehen können. Die Oberfläche dieser vorderen Falten ist mit kammartig angeordneten Hornzapfen bedeckt, die den Vordergaumen zu einer rauhen Raspelfläche machen. Die Zahl der anzunehmenden Falten beträgt etwa 8—9, wobei es jedoch infolge der unsymmetrischen Anordnung und des unregelmäßigen Verlaufs der Auffaltungen schwierig ist, die Anzahl genau zu bestimmen. Zwischen den Zähnen ist das Gaumendach faltenfrei. Auf dem Gaumen des Foetus kann man im vorderen Teil eine Reihe von rauhen, ganz schwach profilierten Fältchen erkennen, die wie bei dem adulten Tier von der Mitte nach vorn-außen gerichtet sind.

Wir haben es hier also mit einem sehr stark veränderten differenzierten Gaumenfaltenmuster zu tun. Die funktionelle Bedeutung liegt nicht so sehr bei den Falten selbst, als vielmehr bei den auf den Falten sitzenden harten Hornzähnchen. Ihre Funktion wird bei einem Blick auf den dieser Raspelfläche entgegenstehenden Vorderteil des Unterkiefers verständlich. Dieser ist von einer Haut bedeckt, die ebenfalls einen harten hornigen Belag trägt. Ich möchte annehmen, daß bei dem Schließen des Mundes durch das Aufeinanderwirken dieser beiden Raspelflächen das Tier die ergriffene Pflan-

zennahrung (meist Algen) festhält und durch entsprechende Bewegungen abreißt. Bei der guten Entwicklung der Backenzahnreihen ist kaum anzunehmen, daß die rauhen vorderen Ober- und Unterkieferflächen zum Zerreiben der Nahrung benutzt werden. Bemerkenswert ist, daß die Zunge fast bis zur äußersten Spitze fest am Boden angewachsen ist, also kein freibewegliches Organ, wie bei den meisten anderen Säugern, darstellt.

Dugongidae

Bei den beiden Gabelschwanzsirenen *Dugong dugong* und *Rhytina gigas* (ausgestorben) kann man mit Sicherheit annehmen, daß die rauhen Flächen im vorderen Teil des Ober- und Unterkiefers eine reibende Funktion bei der Nahrungszerkleinerung haben, da bei ihnen die Zähne nicht sehr stark in Erscheinung treten oder sehr bald wieder verschwinden. Aus der von Gudernatsch gegebenen Beschreibung des Gaumens vom Dugong geht hervor, daß der intermolare Gaumenbereich faltenfrei ist. Leider steht mir kein Material zur eigenen Untersuchung zur Verfügung.

PROBOSCIDEA

Elephantidae

Loxodonta und *Elephas*

Nach den Ausführungen von Nellie Eales (1926) bestehen in der älteren Literatur Widersprüche bezüglich des Vorkommens von Falten bei Elefanten. Während Miall & Greenwood (1878) und Forbes (1879) das Vorkommen von Gaumenfalten verneinen, glauben Bolk (1917) bei einem Foetus des Afrikanischen Elefanten und Turner (1876) bei einem Foetus eines Indischen Elefanten Gaumenfalten feststellen zu können. Nach eigenen Beobachtungen von Nellie Eales kommen sowohl bei Embryonen als auch bei adulten Elefanten — hier offenbar nach Beobachtungen an lebenden Exemplaren — Gaumenfalten vor. Ich bin jedoch im Zweifel, ob es sich im letzteren Fall um echte Gaumenfalten handelt, oder nur um Unebenheiten des Gaumenepithels. Die speziellen Untersuchungen von Nellie Eales beziehen sich auf den Foetus eines Afrikanischen Elefanten mit einer Kopfrumpf-Länge von 21 cm. Eine der Arbeit entnommene Zeichnung (Abb. 142) gibt den Eindruck von einem Staffelmuster, wie wir es bei allen Huftieren im weitesten Sinne finden. Dazu schreibt Eales u. a.: „In the foetus, 16 paired but irregular ridges occur, arising from the median raphe and curving outwards, to lose themselves on the roof of the mouth. Each ridge represents a fold of mucous membrane, the free edge of the fold being directed posteriorly. This edge bears rounded papillae set so closely together as to give a beaded appearance. Anterior to the first pair of palatal ridges lies a pair of more regular, semicircular ridges which meet in the middle line in a pair of papillae“ (p. 514).

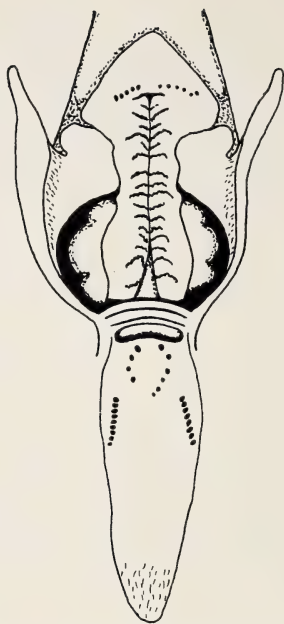


Abb. 142: *Loxodonta africana* (nach Eales)

Ein mir von Herrn Dr. Gorgas zur Verfügung gestelltes Foto vom Gaumen eines erwachsenen Indischen Elefanten läßt nur undeutliche, von einer Mittellinie ausgehende, sehr flache und offenbar sehr weiche Hautfalten erkennen, die man für rudimentäre und funktionslose Gaumenfalten halten könnte (Abb. 143). Außerdem berichtete mir Herr Dr. Gorgas mündlich, daß er an lebenden Zoo-Elefanten folgendes festgestellt habe: 3 jüngere Exemplare von etwa 8 bis 12 Jahren (2 Afrikaner, 1 Inder) lassen sehr flache, z. T. nur 2 bis 3 mm hohe Auffaltungen erkennen, und zwar etwa 8 bis 10 im vorderen Teil des Gaumens; der hintere Teil zwischen den Backenzähnen konnte nicht eingesehen werden. Ein älterer, über 20 Jahre alter Inder zeigte nur noch sehr schemenhafte und rudimentäre Faltenbildung. Aufnahmen von einem ♀ ad. und ♂ juv. von *L. africana*, die mir freundlicherweise von Herrn Dr. Leuthold zur Verfügung gestellt wurden, lassen in dem Gaumenraum zwischen den Backenzähnen keine Falten erkennen. Der vordere Gaumenbereich ist nicht mit aufgenommen.

Somit scheint das Vorkommen von Gaumenfalten bei Elefanten bisher nur im sehr frühen Embryonal-Stadium gesichert zu sein. Wir können hier zweifellos von einem Staffelmuster sprechen. Beobachtungen deuten darauf hin, daß rudimentäre und funktionslose Falten auch im postnatalen Zustand im antemolaren Gaumenbereich vorkommen können.



Abb. 143: *Elephas maximus*

HYRACOIDEA

Procaviidae

Procavia capensis

Die von Linton gegebene Abbildung des Gaumens von *P. capensis* läßt das typische Staffelmuster der „Huftierartigen“ erkennen. Hinter der etwas differenzierten Papillenregion beginnen die in der Mitte unterbrochenen dicht aufeinanderfolgenden Querspalten, die den ganzen harten Gaumen bedecken. Ihre Anzahl beträgt 11—12. Rechte und linke Schenkel der Falten stehen alternierend zueinander, und bei den im mittleren Gaumenfeld stehenden Falten ragen die inneren Schenkelenden ein wenig über die Mittellinie hinaus (Abb. 144). Der von Linton gegebenen Beschreibung ist zu entnehmen, daß die Schneiden der ersten 5 Falten nach hinten gerichtet sind, die der nächsten vertikal stehen und die der 5 hinteren sich nach vorn neigen.

Abb. 144: *Procavia capensis* (nach Linton)

PERISSODACTYLA

Equidae

Equus

In der Literatur wird die Anzahl der den ganzen harten Gaumen bedeckenden und hintereinander gestaffelten Falten des Pferdes etwas unterschiedlich angegeben. Linton nimmt 16 bis 17 an und erwähnt, daß McFadyean (1902) 18 bis 20 feststellte; Ellenberger und Baum sprechen von 16 bis 18. Nicht mitzurechnen ist die den Abschluß des harten Gaumens andeutende faltenartige Aufwölbung unmittelbar hinter der letzten echten Falte, was möglicherweise wieder unterschiedlich beurteilt wurde. Dies könnte auch für die Abschlußkante der Papillenregion gelten. Jedenfalls ist eine gewisse Schwankungsbreite zweifellos vorhanden, wie es bei einer so hohen Zahl von Falten durchaus verständlich ist.

Eigene Beobachtungen beziehen sich auf den Gaumen eines reinrassigen Wildpferdes, *Equus przewalskii*, und auf einen Foetus des domestizierten Pferdes. Bei letzterem ist vorn im Gaumen eine deutliche rundliche Papilla palatina zu erkennen. Die Zahl der Gaumenfalten beträgt rechts und links je 17, von denen die 10 bis 11 hinteren in der Mitte geteilt und ihre Schenkel hier nach hinten eingebogen sind. Teilweise liegen die Schenkel rechts und links nicht in gleicher Ebene, sondern stehen alternierend zueinander. Die Schenkel der vorderen Falten stoßen in der Mitte zusammen. Das Gaumenfaltenmuster des Przewalski-Pferdes zeigt Abb. 145. Hier lassen sich jederseits 16 Falten erkennen, von denen die 8 vor der Backenzahnreihe gelegenen relativ breit, mit der Oberkante nach hinten gerichtet und rechts und links etwas gegeneinander verschoben sind. Die 8 intermolaren sind

dünnere und nach oben gerichtet. In der Mitte biegen die Schenkel von vorn nach hinten zunächst steiler, dann flacher aboralwärts um; seitlich verlaufen die Faltenschenkel entlang der Zahnreihe weit nach hinten aus. Eine rundliche Papilla palatina ist deutlich ausgebildet; sie wird seitlich von je einem Polster umgeben, das einen abgegrenzten Hinterrand erkennen läßt.



Abb. 145: *Equus przewalskii*

Das mir vorliegende Gaumenfaltenmuster des Chapman-Zebras (*Equus burchelli antiquorum*) ist dem der vorhergehenden Art sehr ähnlich. Die ersten sehr breit ausgebildeten Falten sind mit ihrer scharfen Oberkante nach hinten gerichtet. Die nachfolgenden Falten sind mehr abgerundet und die hinteren nach vorn gestellt. Da das Gaumenepithel offenbar nicht vollständig ist, läßt sich die Anzahl der Falten nicht angeben.

Nach Linton ist das Gaumenfaltenmuster des Hausesels (*Equus [Asinus] asinus*) kaum verschieden von dem des Pferdes; die Zahl der Falten beträgt 17. Retzius gibt zu seiner Abbildung folgende Beschreibung: „Die Region der Papilla palatina ist halbmondförmig, mit ziemlich gut ausge-

prägender Papille in der Mitte. Die Anzahl der Gaumenleisten beträgt 15 oder 16; sie bestehen aus je einem Paar Seitenarme; sie verlaufen mit den äußeren Enden nach außen-hinten, und die medialen Enden der Seitenarme biegen sich nach hinten. Nach hinten hin am harten Gaumen sind die äußeren Enden der Leisten immer weniger nach hinten gebogen. Am hintersten Ende des harten Gaumens findet sich eine eigentümliche halbmondförmige Schlußplatte, und von ihr setzt sich der gerunzelte weiche Gaumen fort" (p. 133). Unregelmäßigkeiten im Verlauf der Falten finden sich besonders im vorderen Gaumenbereich, während im hinteren Teil die Falten weitgehend symmetrisch angeordnet sind.

Tapiridae

Tapirus terrestris

Ein von mir untersuchter Gaumen von *T. terrestris* läßt 14 sehr symmetrisch angeordnete Falten erkennen, von denen die Schenkel im vorderen Gaumenabschnitt in der Mitte zusammenstoßen und scharf nach hinten umbiegen, im hinteren Abschnitt durch eine schmale Furche getrennt sind. Zwischen der 12. und 13. Falte ist auf der rechten Seite von der Mittellinie ausgehend ein kurzer Ansatz zu einer Zwischenfalte vorhanden, wobei offen bleiben muß, ob es sich um eine reduzierte oder eine neu angelegte Falte handelt. Bei den vorderen Falten ist die Firste etwas nach hinten, bei den hinteren Falten nach oben gerichtet. Die Backenzähne reichen nach hinten noch etwas über das Faltenmuster hinaus.

Rhinocerotidae

Rhinoceros unicornis

Abb. 146 zeigt den Gaumenabguß eines neugeborenen Panzernashorns. Es hebt sich vorn eine voluminöse Papilla palatina ab. Die in der vorderen Gaumenhälfte ziemlich symmetrisch, im hinteren Abschnitt dagegen unregelmäßig verlaufenden wulstigen Falten sind in der Mitte geteilt. Infolge Verzweigung oder Verschmelzung einiger Falten läßt sich die Faltenzahl nur annähernd mit 15 bis 16 angeben.



Abb. 146: *Rhinoceros unicornis* (Abguß)

ARTIODACTYLA

Suidae

Sus scrofa

Die sehr hohe Zahl von Gaumenfalten wird schon in der Literatur hervorgehoben. Auf der von Linton gegebenen Abbildung sind etwa 22 bis 23 Falten zu zählen, von denen nur die Falten im letzten Gaumendrittel unregelmäßig gestaltet sind. Dagegen verlaufen die vorderen Falten sehr symmetrisch, wenn auch rechter und linker Schenkel häufig miteinander alternieren. Retzius fand beim Hausschwein in der Regel nicht weniger als 23 Falten. Ellenberger und Baum (1974) geben 20 bis 22 Falten an.

Mir selbst liegen die Gaumen eines *S. scrofa* juv. und ♂ ad. vor. In beiden Fällen zähle ich 23 in der Mitte geteilte Falten, deren Schenkel fast

Abb. 147: *Sus scrofa*

sämtlich alternierend zueinander stehen (Abb. 147). Entsprechend der Verschmälerung des hinteren Gaumenabschnittes verkürzen sich die Schenkel ebenfalls und sind zur Mitte hin steiler angestellt, während die vorderen mehr waagrecht verlaufen.

Die Papilla palatina ist als herzförmige Verdickung deutlich zu erkennen; sie ist vorn und an den Seiten von einer wulstförmigen Umrandung umgeben, deren hinterer Rand nicht als Falte mitgerechnet ist.

Potamochoerus porcus und *Phacochoerus aethiopicus*

Lönnberg (nach Schultz, 1949) stellte für das Buschschwein 22 und für das Warzenschwein 23 Falten fest.

Babyrousa babyrussa

Der Gaumenabguß eines neugeborenen Hirschebers läßt etwa 24 bis 25 unterbrochene Falten erkennen, wobei sich die ersten 2 und die 6 letzten Falten etwas verschwommen abzeichnen, die übrigen dagegen deutlich hervortreten. Das Muster ist sehr symmetrisch angeordnet, nur die Schenkel einiger im vorderen Gaumenbereich liegenden Falten stehen alternierend

zueinander. Der mediane Zwischenraum zwischen den Schenkeln nimmt aboralwärts zu.

Tayassuidae

Tayassu pecari

Bei einem von Schultz (1949) abgebildeten Gaumen eines Foetus sind 18 in der Mitte unterbrochene Gaumenfalten zu erkennen. Die Schenkel verlaufen ziemlich waagerecht oder ein wenig konkav nach vorn und stehen in der Mittellinie alternierend zueinander.

Hippopotamidae

Hippopotamus amphibius

Zur Auswertung standen ein Foetus mit einem gut ausgeprägten Gaumenfaltenmuster und eine von Schultz (1949) gegebene Gaumenabbildung eines Foetus zur Verfügung. Beide lassen ein etwas unsymmetrisch verlaufendes Faltenmuster erkennen. Man kann etwa 16 Falten zählen, jedoch kommt es zu Verästelungen, Verschmelzungen und zum Auftreten dünner oder nur in Bruchstücken ausgebildeter Zwischenfalten, was die genaue Beurteilung der Faltenzahl erschwert. Sämtliche Falten sind in der Mitte unterbrochen und bei den meisten sind die Schenkel hier in der Mitte stark umgebogen.

Die Papillenregion mit der medianen Papilla palatina und seitlich und frontal angelagerten erhabenen Feldern ist auffallend umfangreich.

Camelidae

Camelus ferus f. bactriana

Bei dem von mir untersuchten Gaumen eines Foetus (Abb. 148) treten die ersten beiden Falten nur als rudimentäre Bruchstücke in Erscheinung. Es folgen etwa 7 klarer ausgeprägte Querfalten, die in der Mitte unterbrochen sind und deren Schenkel hier alternierend zueinander stehen. Die im hinteren Gaumenbereich befindlichen rudimentären Bruchstücke lassen nur 4 bis 5 Falten vermuten. Die Falten selbst sind nur schwach erhaben.

Lama guanicoe f. glama

Bemerkenswerterweise ähneln die mir vorliegenden Gaumen von zwei etwa 8—10 Tage alten Lamas dem des eben besprochenen Kamels, indem ebenfalls die vorderste und die hinterste Gaumenfaltenpartie sehr undeutlich und rudimentär angelegt sind (Abb. 149). Die im Mittelfeld des Gaumens liegenden Falten sind unterbrochen und ihre Schenkel alternieren miteinander. Die Falten sind ganz flach und die oberste Epithelschicht ist verhornt, läßt sich aber leicht ablösen.

Bei einem erwachsenen Alpaka sind die Gaumenfalten deutlicher ausgeprägt. Ihre Zahl beträgt etwa 15, von denen die mittleren Falten besonders breit sind.



Abb. 148: *Camelus ferus* f. *bactriana*

Tragulidae

Tragulus javanicus

Bei einem ♂ ad. sind 12, bei einem ♀ ad. 10 in der Mitte geteilte, gut ausgebildete Gaumenfalten zu erkennen (Abb. 150). Die Schenkel der vordersten und der hintersten Falte stehen rechts und links annähernd symmetrisch. In dem dazwischenliegenden Faltenbereich alternieren die Schenkel.

Cervidae

Dama dama

Der von Retzius beschriebene und abgebildete Gaumen läßt vorn wieder eine große Papillenregion mit einer birnenförmigen medianen Papilla palatina erkennen. Dahinter folgen 2 kleine Höckerchen, die als rudimentäre Falten gedeutet werden. Retzius schreibt weiter: „Dann folgt die eigentliche Region der Gaumenleisten, welche aus einer vor den Backenzähnen gelegenen Partie mit 8 von je 2 durch eine Medianfurche getrennten Seitenhälften gebildeten Leisten besteht. Diese sind kräftig ausgebildet, dachziegelartig angeordnet, mit erhabenen, gezähnelten, konkav ausgehöhlten hinteren Rändern versehen. Nach hinten hin sind sie mehr gerade, der Quere nach

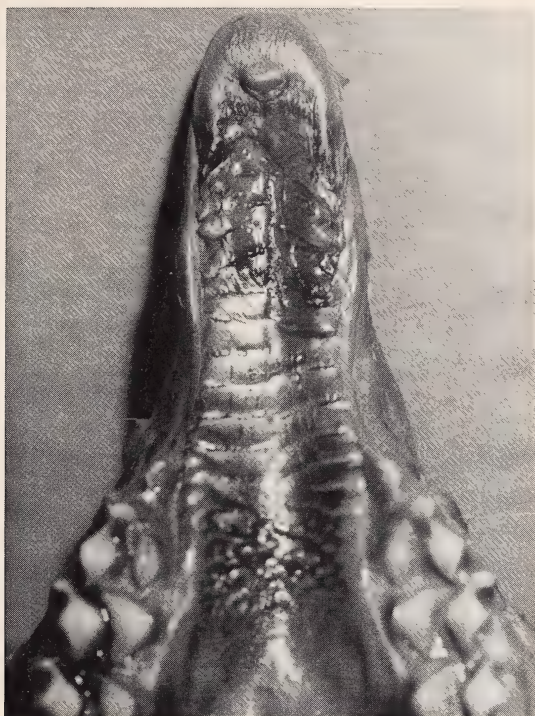


Abb. 149: *Lama guanicoe* f. *glama*



Abb. 150: *Tragulus javanicus*

gestellt. Zwischen den Backenzähnen sind vorn die Leisten noch ziemlich kräftig, verlieren aber allmählich den gezähnelten hinteren Rand und verschwinden zuletzt hinten; die Schleimhaut des ausgehöhlten, gewölbten Gaumens zeigt nur unregelmäßige Furchen und Runzeln" (p. 138). Wesentlich ist, daß die letzten Falten mehr oder weniger rudimentär werden. Die Zahl der deutlich erkennbaren Falten beträgt 13.

Cervus elaphus

Zwei mir vorliegende Gaumen von adulten Rothirschen zeigen 14 bis 15 flache, relativ breite Falten, von denen die vorderen gezähzelt sind. Aboralwärts löst sich das Faltenfeld in kleine Erhebungen auf, und die hintere interdendale Partie des Gaumens ist nahezu glatt und faltenfrei (Abb. 151).

Capreolus capreolus

Außer 2 von mir untersuchten Exemplaren stehen 3 von Retzius gegebene Abbildungen zur Verfügung. Dieser Autor (1906) hebt hervor, daß zwar eine gewisse individuelle Variation bezüglich der Anordnung der Gaumenfalten vorkommt, aber der allgemeine Typ bewahrt bleibt. Die



Abb. 151: *Cervus elaphus*

Variation drückt sich auch wieder in der unterschiedlichen Zahl der Falten aus, wobei allerdings zu bemerken ist, daß gerade im interdentalen Teil des Gaumens die Falten mehr oder weniger verschwinden und es daher schwierig ist, ihre Zahl anzugeben. Wir können von etwa 16 bis 20 Falten sprechen (Abb. 152).



Abb. 152: *Capreolus capreolus*

Odocoileus dichotomus

Vom Sumpfhirsch liegt mir der vordere Schnauzenteil mit dem entsprechend unvollständigen Faltenmuster vor, so daß die Anzahl der Falten nicht angegeben werden kann. Das Muster entspricht dem der nachfolgenden Art.

Alces alces

Es liegen mir 2 Gaumenfaltenmuster vom Elch vor, die sich weitgehend gleichen und etwa 24 in der Mitte geteilte, nach der Gaumenmitte zu brei-

ter werdende Falten erkennen lassen. Diese liegen dachziegelartig übereinander. Nur die Falten im letzten Drittel des Musters sind nahezu glattrandig. Die übrigen haben einen spitzgezähnelten Rand. Die Papillenregion mit der medianen Papilla palatina ist wie bei den verwandten Arten recht groß.

Rangifer tarandus

Das von Retzius beschriebene und abgebildete Gaumenfaltenmuster gleicht dem der übrigen Cerviden. Da die hintersten Falten nur verschwommen angedeutet sind, kann die genaue Zahl nicht angegeben werden. Retzius schreibt: „Vor den Backenzähnen beläuft sie sich auf etwa 15. Die dahinterliegenden, allmählich verschwindenden Leisten lassen sich auf etwa 6 bis 7 berechnen“ (p. 137).

Bovidae

Cephalophus monticola melanorheus

Schulze (1912) bildet im Zusammenhang mit seinen Untersuchungen über die Wangen- und Lippenbildung der Säugetiere auch den Gaumen eines Blauduckers ab. Es lassen sich mindestens 12 an ihrem Rand gezähnelte, rechts und links nicht ganz symmetrisch angeordnete Falten unterscheiden. Aboralwärts verschwinden die Gaumenfalten allmählich. Wiederum ist die Papillenregion sehr umfangreich.

Taurotragus oryx

Das mir vorliegende Gaumenfoto einer erwachsenen Elenantilope zeigt wieder eine sehr umfangreiche Papillenregion. Die Falten sind mit ihren Kanten nach hinten gerichtet und stark gezähnelte. Aboralwärts verbreitern sich die nicht immer symmetrisch verlaufenden Falten sehr stark und verschwinden dann mehr und mehr, so daß ein großer interdentaler Bereich faltenfrei bleibt. Insgesamt kann man 14 bis 15 Falten unterscheiden.

Bos primigenius f. taurus

Vom Hausrind hat wiederum Retzius eine Beschreibung und eine hier übernommene Abbildung (Abb. 153) gegeben. Das Gaumenfaltenmuster zeigt nichts wesentlich Neues. Die hinteren interdentalen Falten werden allmählich flacher und rudimentär und verschwinden dann völlig. Die Faltenzahl läßt sich mit wenigstens 16 angeben. Diese Anzahl entspricht auch der auf einem von Schulze (1912) gegebenen Foto.

Antidorcas marsupialis

Für den Springbock gibt Linton 17 Falten an. Das Muster sei ähnlich wie das vom Rind und Schaf.

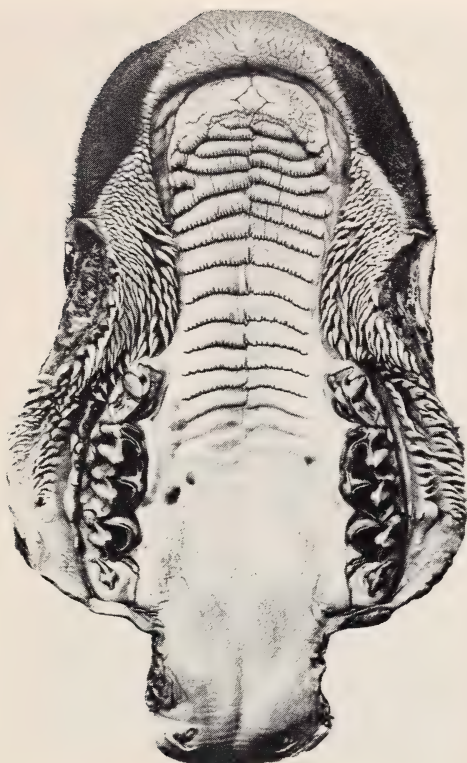


Abb. 153: *Bos primigenius* f. *taurus* (aus Retzius)

Connochaetes gnou

Nach Lönnberg (1901/02) hat das Weißschwanzgnu 20—21 Falten.

Antilope cervicapra

Ein Exemplar der Hirschziegenantilope hat 22 Gaumenfalten, die aboralwärts nur bis zum ersten Drittel des intermolaren Gaumenraumes reichen (Abb. 154).

Ammotragus lervia

Ein junger zur Verfügung stehender Mähnspringer zeigt 17—18 Falten. Auch hier bleibt der hintere Teil des intermolaren Gaumenraumes faltenfrei.

Capra ibex f. *hircus*

Retzius beschreibt die Gaumenfalten (oder -leisten) wie folgt: „Die Region der Gaumenleisten schiebt sich in das durch den schwach konkaven

Abb. 154: *Antilope cervicapra*

hinteren Rand der Papillenregion begrenzte Feld mit ihren Querleisten vor und reicht hinten bis zwischen die vorderen Backzähne. In dieser bei der Ziege schmalen Gaumenpartie sind die Querleisten stark entwickelt und gewissermaßen dachziegelartig übereinander gelagert, indem sich jede vordere mit ihrem erhabenen, aber nicht gezähnelten Hinterrande über die Wurzel der nächst folgenden legt" (p. 136). Es sind 10 Falten in der vorderen Hälfte des Gaumens gut erkennbar. Die nachfolgenden werden immer konturloser und verschwinden dann ganz. Insgesamt dürften etwa 15 Falten vorhanden sein.

Ovis ammon

Der von mir untersuchte Gaumen eines Mufflon (*musimon*) zeigt eine große Papillenregion mit einer auf der Spitze stehenden eckigen Papilla palatina. Es folgen mindestens 15 sehr symmetrisch stehende, in der Mitte durch eine schmale Furche unterbrochene Falten. Wie bei den vorhergehenden Arten verschwinden auch hier die hintersten interdentalen Falten mehr und mehr (Abb. 155).

Das Hausschaf (*O. a. f. aries*) behandelt Retzius und schreibt über die Gaumenfalten: „Die Querleisten der Leistenregion sind auch beim Schafe dachziegelartig angeordnet, ihre erhabenen hinteren Ränder sind gezähnt, obwohl weniger stark als beim Rind. Sie sind durch eine Medianfurche in 2 Seitenhälften geteilt. Hinten, zwischen den vorderen Backzähnen, werden die Leisten niedriger und sind nicht mehr dachziegelartig angeordnet; weiter hinten werden sie immer undeutlicher und verschwinden zuletzt“ (p. 137). Die Zahl der Gaumenfalten kann ebenfalls mit 15 angegeben werden. Auch eine von Schulze (1912) gegebene Abbildung läßt die gleiche Faltenzahl erkennen.

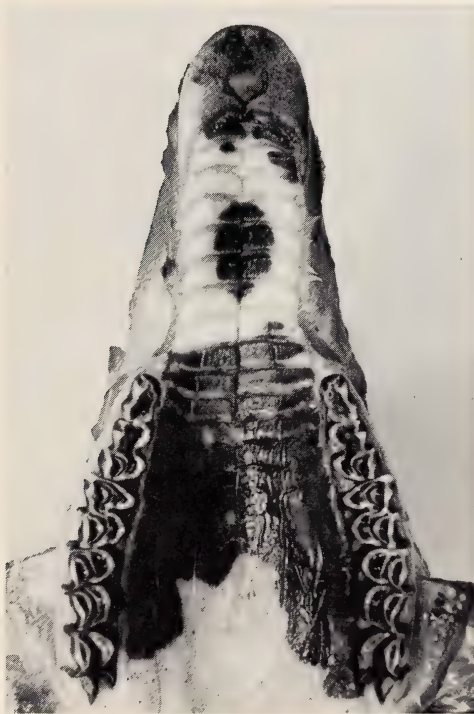


Abb. 155: *Ovis ammon*

Ovibos moschatus

Lönnberg (1900) bildet den Gaumen des Moschusochsen ab und gibt die Zahl der Gaumenfalten mit 13 bis 14 an, wobei er aber die aboralwärts mehr und mehr verschwindenden, auf dem Foto noch angedeuteten Falten nicht mitgezählt hat. Der Verlauf der Falten ist nicht ganz regelmäßig, bisweilen sind kleine Faltenstücke im mittleren oder seitlichen Faltenbereich eingelagert.

CETACEA

Die hier als letzte angeschlossenen Wale haben bezüglich der Ausbildung der Gaumenfalten zwei völlig konträre Richtungen eingeschlagen: vollständige Rückbildung einerseits und funktionell bedingte extreme Spezialentwicklung andererseits. Mir selbst lag nur wenig Material vor, so daß ich mich im übrigen auf die nicht sehr zahlreiche Literatur stützen muß.

MYSTACOCETI

Bei den Bartenwalen findet sich nur in embryonalen Stadien eine Zahnanlage, die später völlig verschwindet, so daß die Kiefer schon bei den Neugeborenen völlig zahnlos sind. Dafür entwickeln sich — erst relativ spät — auf jeder Seite des Gaumens zahlreiche quergestellte, wie die Blätter eines Buches dicht aufeinander folgende und rechts und links in den Mundraum hinabreichende Hornplatten mit ausgefranstem Innenrand, die Barten, deren Anzahl mehrere Hundert betragen kann. *Balaena mysticetus* z. B. besitzt jederseits über 300 Barten von einer durchschnittlichen Länge von 3 m und einer Breite von 25—30 cm. Vor allem Tullberg (1883) hat sich mit der Entwicklung der Barten bei Embryonen genauer beschäftigt und faßt seine Ergebnisse zusammen: „In morphologischer Hinsicht sind die Barten den Schwielen [wir würden sagen ‚Falten‘] im Gaumen gewisser Säugetiere, z. B. der Wiederkäuer, am nächsten verwandt, trotzdem sie im ausgebildeten Zustand sehr von ihnen abweichen. In dem Stadium, wo die Erhöhungen auf der Oberfläche der Bartenanlage hervorzutreten beginnen, gleichen die Barten auch in auffallender Weise oben genannten Bildungen, obgleich die Epithelmasse bei den Bartenanlagen um ein ganz bedeutendes dicker ist. In beiden Fällen haben wir erhöhte Bindegewebsfortsätze mit Gruppen von verlängerten Papillen, und in beiden Fällen entsprechen die Bindegewebsfortsätze auch den Erhöhungen auf der Oberfläche der Schleimhaut . . .“ (p. 31). Nach Retzius hatte schon Cuvier die von Tullberg später bestätigte Vermutung ausgesprochen, daß die Barten als eine vergrößerte Ausbildung der z. B. am Gaumen des Rindes vorhandenen gezähnelten Falten anzusehen seien. Bei den Bartenwalen haben sich also die Gaumenfalten gewaltig vermehrt und sind zu extrem langen Hornplatten umgebildet (Abb. 156).

Bei einem mir zur Verfügung stehendem Foetus von *Balaenoptera physalus* mit einer Gesamtlänge von 60 cm ist die Gaumenfläche, abgesehen von einzelnen kleinen Runzeln, noch völlig faltenfrei. Offenbar beginnt die Faltenbildung erst in einem späteren Entwicklungszustand.

Die funktionelle Bedeutung der, wie erwähnt, an der Innenkante mit Fransen versehenen Barten besteht bekanntlich darin, daß die mit dem Wasser im Mund aufgenommenen Beutetiere beim Herausdrücken des Wassers an den Bartenfransen hängenbleiben und ausgesiebt werden.

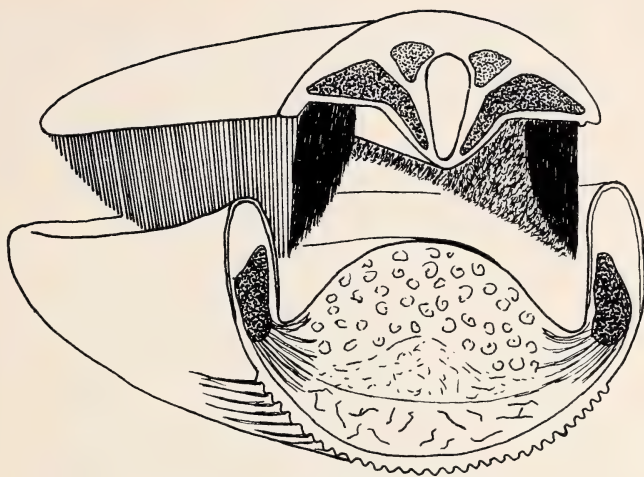


Abb. 156: „Bartenwal“ (nach Slijper)

ODONTOCETI

Es stehen mir nur wenige Angaben über die Gaumen von Zahnwalen zur Verfügung. Retzius bildet den Gaumen eines Delphin-Foetus ab und gibt an, daß er vollkommen glatt, also faltenfrei sei. Mir selbst standen ein junger *Tursiops truncatus* und je ein Foetus von *Phocaena phocaena* (Abb. 157) und *Sotalia guianensis* (Abb. 158) zur Verfügung. Alle 3 lassen keinerlei Faltenbildung erkennen. Zweifellos genügt es bei diesen Arten, daß die unzerkleinert verschluckte Nahrung (meist Fische) mit den spitzen, zahlreich vorhandenen Zähnen ergriffen und festgehalten wird.

Über den zur Familie der Schnabelwale (Ziphiidae) gehörenden Entenwal, *Hyperoodon rostratus*, bei dem die Zähne, wie bei den Familienangehörigen überhaupt, fast sämtlich rudimentär und rückgebildet sind, hat Kükenenthal (1893) folgende Feststellung gemacht: „Die weiche Nahrung, welche nicht mit den Zähnen festgehalten oder gar zerbissen zu werden braucht (ich fand in einem frisch harpunierten Exemplar einen großen, nur etwas zerquetschten, sonst unversehrten Cephalopoden im Schlunde) wird nicht mehr vom Gebisse, welches gänzlich rudimentär geworden ist, sondern von den Kieferrändern ergriffen. Beim Erwachsenen sind die Kieferränder sehr hart und von sehr fester Haut bedeckt, die im Oberkiefer mit auf den Gaumen sich fortsetzenden Querleisten bedeckt ist. Obere und untere Kieferränder passen vollkommen aneinander, und indem das Gaumendach ziemlich tief ausgehöhlt ist, stoßen sie nicht in breiten Flächen, sondern in 2 ziemlich scharfen Kanten zusammen. An Stelle der funktionell nutzlos gewordenen Zähne sind also die scharfen Kieferränder getreten, welche hier und da spitze, harte, hornige Gebilde, die Baussardschen Höckerchen, tragen. Es leuchtet



Abb. 157: *Phocaena phocaena*



Abb. 158: *Sotalia guianensis*

ein, daß derartige hornbedeckte Schnabelbildungen zum Ergreifen der weichen Nahrung ganz vorzüglich und viel besser als Zähne geeignet sind" (p. 321). Ob die von Kükenthal erwähnten, sich auf den Gaumen fortsetzenden Querleisten etwas mit den bei anderen Säugetieren primär vorhandenen Gaumenfalten zu tun haben, muß zunächst dahingestellt bleiben. Eine neue Untersuchung wäre sehr erwünscht.

AUSWERTUNG DER ERGEBNISSE

Die Gaumenfalten, ein ancestrales Merkmal

Die auf dem sekundären Gaumendach der Säugetiere befindlichen Gaumenfalten oder -leisten (*Rugae palatinae*) sind ein charakteristisches Merkmal der Säugetiere. Bei den Panzerechsen unter den Reptilien, bei denen der Mundraum vom Rachenraum in gleicher Weise wie bei den Säugern getrennt ist, ist der Epithelbelag des Gaumens nicht aufgefaltet, sondern glatt. Als eine gewisse Parallelentwicklung zu den Gaumenfalten der Säugetiere könnte man vielleicht die z. B. bei Hühnervögeln auf dem Gaumenrachen-dach auftretenden Papillen-Querreihen ansehen, wie sie eine von Ellenberger und Baum (1974) gegebene Abbildung zeigt. Diese Papillenreihen haben jedoch entwicklungsgeschichtlich mit den Gaumenfalten der Säugetiere absolut nichts zu tun, und über ihre funktionelle Bedeutung ist wohl kaum etwas näheres bekannt geworden (Festhalten der Nahrung im Schnabel?).

Gaumenfalten finden wir unter den rezenten Säugetieren schon bei den primitivsten Formen, den Monotremen, von denen man annimmt, daß sie bereits im Jura aus einer der Säugetierstammgruppen entstanden sind, sich weiterentwickelt und bis heute in wenigen Resten erhalten haben. Wir finden Gaumenfalten ferner bei allen Marsupialiern ebenso wie bei den Placentaliern, deren gemeinsame Stammformen bei den Pantotheria zu suchen sind und die sich während der Kreidezeit getrennt haben.

Man kann daher wohl mit Sicherheit annehmen, daß die Gaumenfalten bereits am Ursprung des Säugetierstammbaumes oder in der Übergangsperiode vom Reptil zum Säuger entstanden sind, vielleicht schon, als sich bei den säugetierähnlichen Reptilien (Therapsida) ein knöchernes, die Atemwege vom Mundraum trennendes Gaumendach zu bilden begann und ferner eine Differenzierung des Gebisses eintrat, nämlich die Umwandlung der homodonten Reptilienzahnreihen zum heterodonten Säugergebiß. Sicherlich waren beide Evolutionsvorgänge — Trennung der Atemwege vom Mundraum, also Ermöglichung der Atmung unabhängig von der Nahrungsaufnahme, und die bessere Aufschließung und Ausnützung der Nahrung durch

Zerkauen im Munde — Voraussetzung oder Begleiterscheinung bei der Entwicklung zur Homoiothermie. Da die Gaumenfalten zweifellos bei der Nahrungsaufnahme eine Rolle spielen und beim Festhalten der Nahrungsstoffe die vorderen Zähne, Incisivi und Canini, funktionell unterstützen, dürften auch sie zu diesem Komplex der Entwicklungsvorgänge gehören, die zur Entwicklung der — warmblütigen — Säugetiere geführt haben. Erwähnt sei in diesem Zusammenhang, daß so typische Schlinger, wie die Delphine, bei denen sich die Zähne wieder zu einem homodonten Fanggebiß umgebildet haben, keine Gaumenfalten besitzen, und zwar zweifellos infolge sekundärer Rückbildung dieser Falten. Wir werden später noch auf diese Tatsache zu sprechen kommen.

Auch das frühe Auftreten der Gaumenfalten während der Embryonalentwicklung spricht für ein stammesgeschichtlich sehr altes Merkmal. Am besten sind die Verhältnisse beim Menschen untersucht worden. Es hat sich hier gezeigt, daß schon im frühesten Embryonalstadium Gaumenfalten zu erkennen sind. Als erster hatte Gegenbaur (1878) auf diese Tatsache hingewiesen. Retzius (1906) hatte später schon bei Foeten mit einer Scheitel-Steiß-Länge von 3,1 cm ein Gaumenfaltenmuster erkennen können, und Schultz (1949) erwähnt, daß — nach mündlicher Mitteilung von G. L. Streiter — auf Schnittpräparaten von menschlichen Embryonen mit einer Länge von 2,8 cm unzweifelhaft Gaumenfalten festzustellen seien.

Ebenso überraschend ist es, daß die meisten Untersuchungen darauf hindeuten, daß das schon in sehr frühem Embryonalstadium angelegte Gaumenfaltenmuster im weiteren Entwicklungsablauf meist keine wesentlichen Veränderungen mehr erfährt. Allerdings war zunächst Gegenbaur — aufgrund eines zu geringen Materials — zu der Annahme gekommen, daß sich beim Menschen im Lauf der prä- und postnatalen Entwicklung eine Veränderung im Sinne einer Reduktion, besonders bezüglich der Zahl der Falten, bemerkbar mache. Diese Vorstellung konnte vor allem von Schultz (1949) anhand eines reichen Materials widerlegt werden. Schultz wies nach, daß ganz allgemein das menschliche Gaumenfaltenmuster einer sehr starken Variation unterliegt, die auch schon bei Foeten vorkommt. Er schreibt: „It is apparent from these facts that there is no valid evidence for the old claim that the number of palatine ridges of man is significantly greater in early fetal than in adult life. In the human palates examined by the author, the number of ridges averages slightly less in the 30 fetuses than in the 251 juveniles and adults, but this difference is not statistically significant. The writer, therefore, is forced to conclude that the number of palatine ridges does not change with age, except occasionally during senility, when some or all rugae may fade and even disappear“ (p. 61).

Im gleichen Sinne konnte ich feststellen, daß z. B. relativ kleine Embryonen von Flughunden bereits das Faltenmuster von Erwachsenen erkennen lassen. So haben z. B. bei dem Flughund *Megaloglossus woermanni* Embryonen, die bei der Geburt etwa 30 mm messen, bei einer Länge von 11—16 mm

Scheitel-Steiß-Länge bereits deutlich sich abzeichnende Falten, die in ihrem Verlauf dem der adulten Tiere entsprechen. Gleiches trifft wahrscheinlich auch für die meisten anderen Säuger zu.

Die Frage, ob bei manchen Formen, die im erwachsenen Zustand eine Rückbildung der Falten zeigen, doch vielleicht embryonal noch eine normale Faltenbildung angelegt ist, wäre einer besonderen Untersuchung wert. Vielleicht würde bei den Proboscidiern diese Frage zu bejahen sein. Bei dem in Abb. 142 gezeigten Embryo sehen wir ein relativ gut angelegtes Staffelmuster, das bei erwachsenen Tieren verändert oder reduziert zu sein scheint.

Alle diese hier aufgeführten Tatsachen sprechen dafür, daß wir es bei den Gaumenfalten mit einem sehr primären und ancestralen Merkmal der Säugetiere zu tun haben.

Funktionelle Bedeutung der Gaumenfalten

Wie schon im speziellen Teil bei Abhandlung der einzelnen Formen von Fall zu Fall angegeben, dürften die Gaumenfalten der Säuger unterschiedliche Funktionen haben. Ganz allgemein stehen sie im Dienst der Nahrungsaufnahme und Verarbeitung im Mundraum. Ihre wichtigste Funktion ist zunächst zweifellos darin zu sehen, daß sie als Widerlager der Zunge dienen und damit zum Festhalten der aufgenommenen Nahrung beitragen. Alkoholpräparate, bei denen eine Härtung oder Fixierung der Weichteile eingetreten ist, zeigen beim Öffnen des Maules besonders in den Fällen, bei denen die Gaumenfalten sehr stark hervortreten, ein deutliches Negativmuster auf der Zunge. Diese Festhaltefunktion dürfte vor allem den vorderen Gaumenfalten zukommen. In der Literatur wird mit Recht darauf hingewiesen, daß bei Neugeborenen die Gaumenfalten ein Festhalten der Zitzen während des Saugens erleichtern. Retzius schreibt „Für viele niedere Säugetiere können sie [die Gaumenfalten] sowohl zum Festhalten der Brustwarzen als auch ganz besonders zum Festhalten der Nahrung dienen“ (p. 167). Bezüglich des Festhaltens des Futters und des Abbeißen — oder vielleicht besser des Abreißen — von Gras weist er speziell auf die Huftiere hin, bei denen die Gaumenfalten einen hohen Ausbildungsgrad erlangt haben. Den Insectivoren und anderen seien sie beim Fressen zum Festhalten schlüpfriger Würmer dienlich.

Die einzige mir bekannte genauere Analyse der Vorgänge im Mund bei der Nahrungsaufnahme wurde beim Hauskaninchen gemacht. Ardran, Kemp und Ride (1958) haben mit Hilfe des Röntgenfilms das Kauen und Herunterschlucken der Nahrung untersucht und dabei auch kurz die Funktion der Gaumenfalten aufgezeichnet und dargelegt, auf welche Weise sie während des ersten Arbeitsganges für das Festhalten der Nahrung von Bedeutung sind. Sie schreiben: „When the animal had bitten off a piece of food, if it did not immediately bite again, it usually commenced to make the jaw

movements of the chewing cycle. As the mouth opened the tongue was slightly retracted and the piece of food bitten off (...) resting upon it was carried backwards. As the mouth closed the bite was pressed against the ridges on the hard palate and was held in position as the tongue again moved forwards. From two to four cycles of tongue and jaw movements were usually required to transport the bite from the front of the mouth to the anterior premolar teeth. The dorso-ventral projection showed that the bite was transported backwards over the upper surface of the tongue on the side on which chewing would take place" (p. 263).

Während also besonders die vorderen Falten in Zusammenarbeit mit der Zunge dem Festhalten der Nahrung dienen, dürften die nachfolgenden Falten indirekt bzw. passiv mithelfen, die Nahrung zu den kauenden Zähnen zu befördern. Es sei daran erinnert, daß bei Behandlung der einzelnen Arten immer wieder der konvex nach vorn gebogene Verlauf der hinteren Falten erwähnt wurde. Dies bedeutet, daß die lateralen Teile der Falten aboralwärts gerichtet sind, so daß durch eine entsprechende Bewegung der Zunge die Nahrungsstoffe wie auf einer Leitbahn seitlich zu den Backenzähnen Gewißheit, wenn man z. B. das eigenartige Gaumenfaltenmuster von *Cynocephalus* betrachtet. Besonders die stark ausgeprägten mittleren Falten *ocephalus* betrachtet. Besonders die stark ausgeprägten mittleren Falten sind seitlich steil nach hinten auf die Molarenreihen gerichtet, so daß durch entsprechende Bewegung der Zunge die Nahrung leicht zu den Backenzähnen gelangen kann. Weiterhin sei aber auch darauf hingewiesen, daß besonders die hinteren Falten häufig in der Mitte unterbrochen sind und auch hier die Schenkelstücke nach hinten umbiegen. Es entsteht so eine Mittelrinne, in der zerkleinerte Nahrungsteilchen, wiederum durch entsprechende Bewegung der Zunge, schlundwärts gleiten können. Diese Annahmen sind zwar zunächst nur hypothetisch, dürften aber bei den so häufig in den verschiedenen Ordnungen vorkommenden ähnlichen Faltenmustern einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit haben.

Es gibt darüber hinaus noch ganz spezielle Aufgaben und Funktionen, die die Gaumenfalten zu erfüllen haben. Ihre enorme Entwicklung zu an den Innenseiten ausgefranst, dicht hintereinander stehenden Hornblättern, den sogenannten Barten, bei den *Mystacoceti* macht sie zu einem wirkamen Filtrier- oder Seihapparat. Die mit dem Wasser im Maul aufgenommenen Planktontiere werden beim Wiederausstoßen des Wassers von den Bartenfransen zurückgehalten und können dann zum Schlund transportiert und verschluckt werden.

Vielleicht können die ausgezackten Ränder der hinteren Gaumenfalten, wie wir sie bei einigen Flughunden, z. B. bei *Eidolon helvum*, antreffen (vgl. Abb. 55), eine ähnliche Ausseihfunktion haben. Wir wissen, daß manche der fruchtfressenden Megachiropteren hauptsächlich nur den Saft der Früchte genießen, die faserigen Fruchtfleischreste aber wieder aus-

spucken. Es wäre daher sehr gut denkbar, daß in den nach vorn gerichteten ausgezackten Faltenrändern die faserigen Nahrungsteile festgehalten werden und nur der wertvolle Fruchtsaft ausfiltriert und zum Schlund befördert wird.

Leche (1887—1898) spricht den Gaumenfalten der Flughunde im Zusammenwirken mit der Zunge auch eine wichtige Rolle bei der Zerkleinerung der Fruchtnahrung zu. Ich glaube jedoch, daß ganz allgemein das Mitwirken der Gaumenfalten bei der Nahrungszerkleinerung sehr unbedeutend ist, zumal doch die meisten Vertreter recht gut entwickelte Backenzähne als Zerkleinerungswerkzeuge besitzen. Eine Ausnahme machen wohl die Sirenen, bei denen wir allerdings nur bedingt von Falten sprechen können. Weber (1928) schreibt: „Die Mundhöhle ist ein langer, schmaler Raum. Er zerfällt bei *Halicore* in einen hinteren palatinalen Teil und in einen vorderen zwischen der abgeknickten symphysialen Fläche der Intermaxillaria und der entsprechenden Abdachung des symphysialen Teiles des Unterkiefers. Beide kehren einander rauhe, hornige Reibplatten zu. Diese Hornplatten, die einzigen Triturationsorgane, worüber die zahnlose *Rhytina* verfügte, unterstützen das Erfassen und Zerreiben der Nahrung, die bei *Rhytina* ausschließlich aus Algen bestand“ (p. 489).

Sicherlich kommt auch den im hinteren Gaumenteil von *Tachyglossus* dicht hintereinander stehenden Höckerreihen, denen entsprechende Hornzähnnchen auf der Zunge entgegenstehen, eine Funktion bei der Zerkleinerung der als Nahrung aufgenommenen Termiten oder anderer Insekten zu.

Eine besondere Funktion der Gaumenfalten können wir ganz allgemein bei den sehr einseitig auf Termiten und Ameisen spezialisierten, teilweise zahnlosen Vertretern unter den Säugetieren annehmen. Hierher gehören die eben erwähnten Tachyglossiden, ferner die Myrmecophagiden und Maniden. Bei ihnen haben die etwas rückgebildeten Gaumenfalten eine scharfe aboralwärts gerichtete Oberkante. Wie schon im speziellen Teil erwähnt, dürften sie als „Zungenkratzer“ dienen, um die mit der klebrigen Zunge aufgenommenen Insekten abzustreifen. Gleiche Funktion dürften die Falten bei *Priodontes* und *Orycteropus* haben. Hier haben wir also Beispiele von Parallelentwicklungen in Anpassung an gleiche Ernährungsweise bei Formen, die verwandtschaftlich nichts miteinander zu tun haben und zu verschiedenen Ordnungen gehören.

In diesem Zusammenhang sei auf eine weitere mögliche Faltenfunktion hingewiesen, die von Ellenberger und Baum (1974) unter Hinweis auf die Angaben von Lafond erwähnt wird: „Durch fortgesetztes Abreiben des Zungenbelages sollen sie zu einer besseren Entfaltung des Tast- und Geschmackssinnes der Zunge beitragen“ (p. 359). Es ist dies eine Annahme, die sehr plausibel erscheint, und zwar im Hinblick auf die hohe Bedeutung, die den auf der Zunge verteilten Tast- und Geschmackspapillen bei der Aufnahme und Auswahl der Nahrung zukommt. Bei der oft starken Speichel-

absonderung wird die ständige Reinigung der Zunge durch Abschaben des Speichels — oder sonstigen Belages — unter diesem Blickwinkel sehr wichtig sein.

Wir hatten schon bei Behandlung der einzelnen Säugetierformen darauf hingewiesen, daß es innerhalb einiger Ordnungen zu einer Reduzierung der Gaumenfalten bis zum völligen Verschwinden kommt, und zwar im Zuge der schwindenden Funktion. Dabei ist bemerkenswert, daß gewöhnlich als erstes die hinteren Falten reduziert werden, dagegen die vordersten, meist sehr derb und kräftig entwickelten am längsten erhalten bleiben. Dies tritt beispielsweise bei den in Betracht kommenden Nagern deutlich in Erscheinung und macht sich bemerkbar z. B. bei Hystricomorphen und Caviomorphen. Ebenso und noch deutlicher sehen wir diese Entwicklungsrichtung bei den Primaten, bei denen wir gewissermaßen eine fortlaufende Entwicklungsreihe von stark hervortretenden und den ganzen Bereich des harten Gaumens ausfüllenden Falten bis zu den nur noch im vorderen Gaumenteil auftretenden flachen unsymmetrischen Faltenaufwölbungen erkennen können, denen wir, wie z. B. beim Menschen, keinerlei funktionelle Bedeutung mehr beimessen können. Das völlige Fehlen von Falten bei Delphinen, das zweifellos als sekundär anzusehen ist, dürfte damit zusammenhängen, daß, wie bereits erwähnt, die zahlreichen Zähne die Funktion des Festhaltens der schlüpfriegen, unzerkleinert verschlungenen Beute übernommen haben.

Abgesehen von den genannten Beispielen für funktionell bedingte Veränderungen fällt jedoch sehr häufig auf, daß das Faltenmuster ein sehr konservatives Verhalten zeigt und auch bei unterschiedlicher Ernährung weitgehend erhalten bleibt. *Abänderungen verlangen zweifellos lange Zeiträume.*

Die als wesentlich anzusehende Funktion der Falten, das Festhalten der Nahrung im Zusammenwirken mit der Zunge, finden wir gleichermaßen bei Vertretern mit tierischer, pflanzlicher oder omnivorer Ernährungsweise. Unter den Beutlern z. B. kennen wir alle 3 Kategorien der Nahrungsspezialisierung, ohne daß wir entsprechende besondere Anpassungen des Faltenmusters erkennen können. Bei den Nagern haben wir es zwar meist mit Pflanzenfressern, daneben aber auch mit Omnivoren (Sciuriden) oder in hohem Maße mit Insectivoren zu tun. Trotzdem kann man von einer speziellen Anpassung des Gaumenfaltenmusters nicht sprechen. Gewiß ist es auffallend, daß z. B. zwei afrikanische Muridengattungen, *Lophuromys* und *Deomys*, hauptsächlich animalische Kost zu sich nehmen und im Gegensatz zu vielen anderen Muriden, soweit bisher bekannt, nur 4 oder 3 statt 5 intermolare Falten haben; jedoch ist kaum zu verstehen, daß diese Verminderung der Faltenzahl irgendeine funktionelle Bedeutung bei der Aufnahme z. B. von Insekten gegenüber der von pflanzlichen Stoffen haben könnte.

Umgekehrt finden wir aber bei Flughunden, die zumeist Fruchtfresser sind, ein z. T. recht unterschiedliches Muster, wenn man z. B. einen *Rousettus*

oder *Pteropus* mit einem *Epomops* oder *Epomophorus* vergleicht. Auf der anderen Seite haben sich die Desmodontiden unter den Microchiropteren einseitig und ausschließlich auf Blutnahrung spezialisiert und ein hochangepaßtes Gebiß entwickelt; trotzdem haben sie Gaumenfalten, die doch kaum noch eine funktionelle Bedeutung haben dürften, es sei denn, man würde annehmen, daß sie im Verein mit einer entsprechenden Zungenbewegung das Blut zum Schlund leiten. Die Macroglossiden unter den Megachiropteren und die Glossophagiden unter den Microchiropteren nehmen hauptsächlich Blütennektar auf, also ebenfalls eine flüssige Nahrung. Auch bei ihnen ist die Bedeutung der noch ebenso gut wie bei den Nichtblütenbesuchern vorhandenen Gaumenfalten schwer zu verstehen. Vielleicht dienen auch sie zum Abstreifen des aufgenommenen Nektars von der Zungenspitze.

Viele Beispiele und Gegebenheiten deuten also darauf hin, daß die Gaumenfalten ein sehr konservatives morphologisches Merkmal darstellen, das auch bei fehlender Funktion und damit fehlender Selektion lange erhalten bleibt, und daß Rückbildungserscheinungen nur sehr langsam vor sich gehen und sich über lange geologische Zeiträume erstrecken. Für solche allmählich fortschreitenden Reduktionen im Zuge der Höherentwicklung innerhalb einer Ordnung haben wir einige schöne Beispiele. Wie die Gaumenabbildungen zeigen, finden wir bei den Prosimiern noch ein sehr regelmäßiges und gut profiliertes, den ganzen harten Gaumen bedeckendes Faltenmuster, bestehend aus 7 bis 9 Falten. Die Rückbildung beginnt dann innerhalb der Simiae mit einer weniger starken Profilierung der hinteren Falten, ihrem langsamen Verschwinden und mit einem asymmetrischen Verlauf mit Verzweigen und Auseinanderbrechen der Falten bis zu einem Stadium, bei dem dann auch die vorderen Falten, wie beispielsweise bei den Menschenaffen und beim Menschen, nur noch als unregelmäßige flache Erhebungen in Erscheinung treten und keinerlei Funktion mehr besitzen. Auch unter den Rodentiern haben wir zahlreiche ähnliche Beispiele des Verschwindens der intermolaren Falten, denken wir z. B. an die Anomaluriden, Ctenodactyliden und Castoriden. Ganz besonders deutlich wird die Rückbildung bei den südamerikanischen Caviomorphen. Recht gut entwickelt ist das Rodentiermuster noch bei den Octodontidae und Dasyproctidae. Ganz ungewöhnlich ist die hohe Faltenzahl bei *Kannabateomys*. Dagegen zeigt die zur gleichen Familie gehörende Gattung *Echimys* eine starke Rückbildung der intermolaren Falten. Ähnlichen Rückbildungsprozeß finden wir bei *Myocastor*. Und schließlich haben wir bei Caviidae und Hydrochoeridae Beispiele für völliges Fehlen von Falten. Es ist hier schwer zu entscheiden, ob dieses Fehlen mit anderen morphologischen Besonderheiten in Zusammenhang steht, etwa mit dem starken Konvergieren der Backenzahnreihen nach vorn, wodurch die vordere Gaumenpartie von der hinteren gewissermaßen abgetrennt wird, oder mit der tiefen Aufwölbung des intermolaren Teils des harten Gaumens.

Ein völliges Fehlen der Falten finden wir, soweit bisher an Delphinarten untersucht werden konnte, bei der Unterordnung der Odontoceti. Hier ist der Epithelbelag des harten Gaumens völlig faltenfrei. Zum Ergreifen und Festhalten der Beute genügen offenbar die zahlreichen spitzen Zähne; ferner wird die Nahrung unzerkleinert verschlungen. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, daß die meisten Robben, die die aufgenommenen Nahrungstiere, meist Fische, ebenfalls als Ganzes verschlingen, noch Gaumenfalten, wenn auch stark rückgebildete, erkennen lassen, obwohl diese beim Nahrungserwerb keine Funktion mehr haben dürften. Aber auch innerhalb der Pinnipedier ist es zu völligem Faltenverlust gekommen, wie z. B. der Seeleopard, *Hydrurga leptonyx*, zeigt.

Typeneinteilung der Gaumenfaltenmuster und deren Bedeutung für stammesgeschichtliche Untersuchungen

Im Schrifttum ist bereits mehrfach darauf hingewiesen worden, daß die Gaumenfalten bei stammesgeschichtlichen Untersuchungen ein wertvolles Merkmal sein können. So schreibt Retzius (1906) am Schluß seiner Abhandlung über die Gaumenfalten: „Für die Eruiierung der Verwandtschaftsverhältnisse der Tiere können sie sicherlich weit mehr genutzt werden als bisher geschehen ist, und ganz besonders für die Systematik innerhalb gewisser Ordnungen und Familien, ... Eine planmäßig fortgesetzte, eingehende und umfassende Arbeit in dieser Richtung würde sich für die Systematik der Säugetiere in mancher Hinsicht lohnen“ (p. 167). Auch Schultz (1949) weist bei seiner Bearbeitung der Gaumenfaltenmuster der Primaten auf den bei der Evolution von primitiveren zu hochstehenden Formen zu beobachtenden Entwicklungstrend der Gaumenfalten hin. Als wichtiges zusätzliches morphologisches Merkmal werden die Gaumenfalten — und zwar seit langem — bei der systematischen Einteilung der Megachiropteren verwendet.

Die von mir im speziellen Teil gegebenen Beschreibungen der *Rugae palatinae* beziehen sich auf rund 530 Säugetierarten, die 117 Familien angehören und sämtliche Ordnungen vertreten. Mit Hilfe dieses reichen Materials ist es nunmehr möglich, einen Gesamtüberblick zu geben und die Gaumenfaltenmuster zu vergleichen und einzuordnen, und zwar im Hinblick auf die verwandtschaftlichen und mithin stammesgeschichtlichen Beziehungen der Formen und Gruppen zueinander. Ohne die Bedeutung der Gaumenfalten überschätzen zu wollen, wird sich dabei zeigen, daß die vorliegenden Ergebnisse in großen Zügen den Vorstellungen von den verwandtschaftlichen Beziehungen entsprechen, die die bisherigen Untersuchungen an rezentem und fossilem Material erbracht haben. Wir haben uns dabei im wesentlichen an die von Thenius (1969) gemachten Ausführungen gehalten und die von ihm erarbeiteten und vorgeschlagenen stammesgeschichtlichen Entwicklungsschemata verglichen. Vielleicht können die

gewonnenen Ergebnisse Anstoß zu weiteren Überlegungen geben. Es sei jedoch jetzt schon darauf hingewiesen, daß manche Fragen, die bei Untersuchungen der Gaumenfalten auftreten, unbeantwortet bleiben müssen und manche Schlußfolgerungen zunächst nur hypothetischer Natur sein können.

Für die Ordnungen sind in Tabelle 3 und 4 noch einmal die bereits im speziellen Teil erwähnten beiden Grundtypen bzw. Grundbaupläne des Gaumenfaltenmusters eingetragen: Primärtyp und Staffeltyp. Bei beiden kann es zu Differenzierungen, Reduzierungen und sogar völligem Verschwinden der Gaumenfalten kommen. Sehen wir einmal von dem letztgenannten Fall ab, so stellen wir fest, daß innerhalb der Ordnungen der gleiche Grundbauplan anzutreffen ist, der jedoch bei einzelnen Familien und z. T. auch innerhalb der Familien gewisse Differenzierungen zeigen kann.

Tabelle 3: Primärtyp des Gaumenfaltenmusters

Ordnungen	Berücksichtigte Anzahl der Familien	Berücksichtigte Anzahl der Arten *)	Form des Primärtyps
Monotremata	2	2	differenziert
Marsupialia	9	34	einfach
„Insectivora“	8	28	einfach und differenziert
Tupaiiformes	1	1	einfach
Primates	12	44	einfach über differenziert bis reduziert
Chiroptera	18	155	differenziert
Dermoptera	1	1	stark differenziert
Edentata	3	10	einfach, differenziert und reduziert
Pholidota	1	2	differenziert
Rodentia	29	161	differenziert, teilweise mit Tendenz zur Rückbildung bis zum völligen Verschwinden
Carnivora	11	46	einfach und differenziert

*) teils selbst untersucht, teils aus Literatur entnommen

Tabelle 4: Staffeltyp des Gaumenfaltenmusters

Ordnungen	Berück- sichtigte Anzahl der Familien	Berück- sichtigte Anzahl der Arten *)	Form des Staffeltyps
Lagomorpha	2	7	differenziert
Tubulidentata	1	1	differenziert
Sirenia	2	2	stark differenziert oder rück- gebildet
Proboscidea	1	2	rückgebildet
Hyracoidea	1	1	einfach
Perissodactyla	3	5	einfach
Artiodactyla	7	26	einfach
Cetacea	5	5	einerseits stark differenziert, andererseits völlig fehlend

*) teils selbst untersucht, teils aus der Literatur entnommen

Primärtyp

Für die *Monotremen* als Vertreter der *Prototheria* ist anzunehmen, daß sie mindestens seit dem Jura aus einer Stammgruppe der Säugetiere hervorgegangen sind, ihre Eigenentwicklung durchgemacht und keine direkte Verbindung mit den *Meta-* und *Eutheria* gehabt haben. Die wenigen Vertreter der zwei rezenten Familien haben sich so hoch differenziert, daß auch das Gaumenfaltenmuster nicht mehr den einfachen primären Typ ohne weiteres erkennen läßt. Am ehesten wäre dies noch bei *Ornithorhynchus* der Fall. Bei *Tachyglossus* können wir von einem differenzierten Primärtyp sprechen. Mit den gezähnelten Faltenreihen tritt bei ihnen sehr stark die Funktion in den Vordergrund, die, wie früher bereits erwähnt, zweifellos darin bestehen dürfte, daß die von der klebrigen Zunge aufgenommenen Insekten abgestreift und vielleicht auch unter Mitwirkung der Zunge im hinteren Gaumenbereich zerkleinert werden.

Erst bei den *Meta-* und *Eutheria*, die sich aus der gemeinsamen Wurzel, den *Pantotheria*, im Verlauf der Kreidezeit auseinanderdifferenziert haben, treffen wir Vertreter mit einem Gaumenfaltenmuster, daß wir als sehr ursprünglich ansehen können. Bei den Vertretern der Unterklasse der *Metatheria*, den *Marsupialiern*, finden wir einen undifferenzierten Primärtyp, bei dem die Falten ungeteilt über den ganzen Gaumen verlaufen. Dies gilt für die Angehörigen aller Familien. Die anzunehmende Ausgangszahl, wie wir sie z. B. bei den zu den primitivsten Vertretern gehörenden *Didelphiden* finden, beträgt 8—9. Die Falten sind oft, und

zwar besonders im vorderen Gaumenteil, leicht konvex nach vorn gebogen. Bisweilen finden sich noch kurze zwischengelagerte Faltenstückchen (vgl. Sonntag), deren Auftreten und Anzahl jedoch variiert. Es ist in diesem Fall schwer zu entscheiden, ob es sich dabei um eine Tendenz zur Vermehrung der Falten handelt und ob man die Bruchstücke überhaupt als Falten mitzuzählen hat. Diese Frage stellt sich auch bei den Caenolestiden, die wir ebenfalls als sehr primitiv ansehen müssen. Von den übrigen Familien der Marsupialier fallen *Myrmecobius* und *Parameles* durch erhöhte Faltenzahl auf. Es sind Tiere mit relativ spitzem, verlängertem Schnauzenteil. Daher ist nicht auszuschließen, daß beides, hohe Faltenzahl und Schnauzenverlängerung, in einem ursächlichen Zusammenhang stehen. Diese Annahme ist jedoch nicht zwingend, denn wir kennen auch Beispiele, bei denen Langschnäuzigkeit keineswegs von Erhöhung der Faltenzahl begleitet ist, sondern daß es in Anpassung an die veränderten Proportionen lediglich zu einer Vergrößerung der Zwischenräume zwischen den Falten kommt. Dies kann man aber kaum als eine Veränderung des Gaumenfaltenmusters ansehen. Eine Verringerung der Faltenzahl ist bei *Notoryctes* festzustellen, bei dem nur 6—7 Falten ausgebildet sind (vgl. dazu auch *Chrysochloris*). Auch hier muß offenbleiben, ob diese Entwicklung mit der relativen Kürze des Schnauzenteiles in Verbindung steht. Hingegen finden wir bei den Macropodiden wieder 8—9 Falten.

Es ist bemerkenswert, daß trotz der unterschiedlichen Ernährungsweise der Grundbauplan des Gaumenfaltenmusters bei allen Vertretern der Beutler, wie bereits erwähnt, gewahrt bleibt, während doch bekanntlich das Gebiß und andere morphologische Merkmale typische Anpassungen an unterschiedliche Ernährungsweisen zeigen. Wir können also das Gaumenfaltenmuster der Marsupialier ganz allgemein als sehr ursprünglich bezeichnen.

Einen relativ einfachen Primärtyp des Gaumenfaltenmusters stellen wir unter den Placentaliern — als Vertretern der Eutheria, die letztlich auf kreidezeitliche Protoinsectivora zurückgehen — auch bei den Insectivora fest. Sofern wir die von Thenius angewandte Aufteilung in 3 Ordnungen anerkennen, finden wir diesen einfachen Primärtyp am deutlichsten bei den einseitig spezialisierten, aber doch sehr primitiven Zalambdodonta mit den Familien Centetidae, Solenodontidae, Potamogalidae und Chrysochloridae. Die Falten verlaufen, wie bei den Marsupialiern, von vorn bis hinten quer über den harten Gaumen, und zwar meist in einem leicht konvex nach vorn gerichteten Bogen. Eine gewisse Differenzierung kann bei manchen Vertretern der Insectivora (mit den Familien Erinaceidae, Talpidae und Soricidae) eintreten und besonders bei den Macroscelididae. Es beginnt mit einer leichten medianen Eindellung der aboralen Falten (z. B. *Potogymnura*) oder auch mit einem scharfen Knick (z. B. *Sorex*). Dieser kann zur Trennung in zwei seitliche Schenkel und zur Bildung einer

Art Mittelrinne führen (z. B. *Hemiechinus*, Macroscelididae). Solche Bildungen könnte man dann schon als einen mehr differenzierten Primärtyp bezeichnen.

Die Anzahl der Falten beträgt bei Insectivoren im allgemeinen 8—9. Reduktionserscheinungen machen sich bei den kurzschnäuzigen Chrysochloriden bemerkbar, indem die hintersten Falten nur unvollständig entwickelt oder in Teilstücke aufgelöst sind. Wir hätten hier eine Parallelentwicklung zu *Notoryctes*. Zu erwähnen ist, daß die Langschnäuzigkeit mancher Tenrecidae, z. B. des Streifentanreks (*Hemicentetes*), keineswegs eine Vermehrung der Falten mit sich bringt, sondern daß diese Art sogar nur 7 Falten aufweist. Beim sehr langschnäuzigen *Tenrec ecaudatus* dagegen zählen wir 8 stark ausgeprägte Falten und zwischen einigen die deutliche Anlage zu zusätzlichen Falten. Hier könnte eine Tendenz zur Faltenvermehrung angenommen werden und vielleicht wieder in ursächlichem Zusammenhang mit der Schnauzenverlängerung stehen, eine Entwicklung, die jedoch z. B. bei *Solenodon* und *Potogymnura*, die ebenfalls einen langgestreckten Gesichtsschädel haben, nicht erfolgt ist. Es stehen hier also offene Fragen an, die zunächst noch unbeantwortet bleiben müssen.

Die *Tupaiaiformes*, die wir hier mit Thenius als eigene Ordnung ansehen, haben ein Gaumenfaltenmuster vom reinen und einfachsten Primärtyp. Es besteht aus 7 nicht unterbrochenen Falten.

Bei den *Primaten* finden wir ganz allgemein im großen gesehen mit der zunehmenden Höherentwicklung eine zunehmende Rückbildung der Gaumenfalten, die mit völliger Funktionslosigkeit endet. Auf diese Tendenz hat vor allem Schultz (1949, 1958), dem wir hier weitgehend folgen, hingewiesen und sie an zahlreichen Beispielen erläutert. Meine eigenen Untersuchungen bestätigen diese Entwicklungsrichtung. Die Prosimier haben noch weitgehend den einfachen Primärtyp erhalten. Gewöhnlich stehen die 7—8 Falten sehr symmetrisch und reichen bis zum Ende des harten Gaumens. Die individuelle Variation ist gering. Sehr einfach und primär ist das Faltenmuster bei *Galago*. Bei manchen Arten zeichnet sich durch Teilung in zwei seitliche Schenkel und Bildung einer Mittelrinne eine gewisse Differenzierung ab, wie wir sie schon bei den Insectivoren kennengelernt haben. Dies trifft z. B. bei den orientalischen Lorisidae und bei den madagassischen Lemuridae zu. Die Tendenz zur Vermehrung der Falten findet sich bei *Tarsius*, indem zwischen die etwa 7—8 durchgehenden Hauptfalten kleine Faltenstücke seitlich oder in der Mitte eingelagert sind. Ihre Zahl, Anordnung und Ausbildung ist sehr variabel. Wir können bei *Tarsius* von einem differenzierten Primärtyp sprechen, was für eine lange Isolierung und selbständige Entwicklung spricht.

Bei den Neuweltaffen ist eine stärkere Variation bezüglich der Anzahl der Falten festzustellen. Bei den Callithricidae bewegt sie sich zwischen

5—6, bei einigen Cebidae beträgt sie 7. Eine Faltenvermehrung auf 8—9 und gleichzeitig eine zunehmende Asymmetrie und größere individuelle Variation zeigt die Gattung *Cebus*. Dasselbe gilt für *Alouatta* und *Ateles*, von denen die erstgenannte Art mit bis zu 11 Falten die höchste Zahl unter den untersuchten Neuweltaffen entwickelt hat; gleichzeitig aber macht sich auch hier eine sehr starke Asymmetrie durch Auseinanderfallen oder Verschmelzen von Falten bemerkbar.

Ähnliche Entwicklungstendenzen finden wir bei den altweltlichen Cercopitheciden und Colobiden. Die Faltenzahl bewegt sich bei den einzelnen Arten meist zwischen 7—10, beträgt jedoch in Einzelfällen nur 6 (z. B. *Cercopithecus mona*) oder bis zu 11 (z. B. *Papio papio*). Während bei den meisten Arten ein regelmäßiges Faltenmuster vorherrscht, finden wir bei den Colobiden wieder die Tendenz zu einem stärkeren asymmetrischen Verlauf und zu irregulären Faltenbildungen, außerdem zu einem stärkeren Zurückweichen der hinteren Falten vom Gaumenabschluß. Diese Entwicklung zur Asymmetrie, Irregularität und Reduktion der hinteren Falten geht dann bei den Hominoidea weiter und führt schließlich zu einem starken Variieren und einer Reduzierung, wie wir sie z. B. beim Menschen finden. Hinzu kommt eine Abflachung der Falten, die damit ihre Funktion mehr und mehr verlieren. Das die Gaumenfalten betreffende genetische Gefüge ist zerbrochen. Da die Abzweigung der Pongiden und Hominiden erst im Jungtertiär erfolgte und die Entwicklung zur Funktionslosigkeit eintrat, war die Zeit offenbar zu kurz, um das völlige Verschwinden dieses so ancestralen und konservativen Merkmals zu ermöglichen.

Wir finden also bei den Primaten den Primärtyp mit allen Übergängen von einfacher Ausbildung über unterschiedliche Differenzierungen bis zur Faltenrückbildung mit völliger Funktionslosigkeit. Wie schon bei anderen Säugerordnungen erwähnt, ist nach Schultz anzunehmen, daß während der prä- und postnatalen Entwicklung keine Faltenveränderungen mehr vorkommen.

Überaus mannigfaltig differenziert, sowohl hinsichtlich der Zahl als auch der Form, ist das Gaumenfaltenmuster bei den Chiropteren. Es ist bei ihnen eine sehr frühe, bereits im Alttertiär oder in der Oberkreide erfolgte Abzweigung vom Insectivorenstamm anzunehmen. Nachdem sich bei ihnen — zweifellos in relativ kurzer Zeit — das aktive Flugvermögen ausgebildet hatte, standen als leere Nische der nächtliche Luftraum und unendlich mannigfache Ernährungsmöglichkeiten zur Verfügung. Dies hat nicht nur zu einer frühen Aufspaltung in zwei Unterordnungen, sondern auch innerhalb dieser zu einer Differenzierung in viele unterschiedliche Formen (Familien) geführt, so daß die Chiropteren die zweitstärkste Säugetierordnung darstellen. Nur so dürfte die Mannigfaltigkeit der Gaumenfaltenbildung, wie wir sie im speziellen Teil festgestellt haben, verständ-

lich werden. Die Aufgliederung in Familien dürfte in sehr früher geologischer Zeit (Alttertiär) erfolgt sein.

Bei den meisten *Microchiropteren* kommt das Gaumenfaltenmuster dem ursprünglichen Primärtyp nahe, zeigt aber insofern einen gewissen Grad der Differenzierung, als die Faltenzahl bei den meisten Formen relativ gering ist. Am häufigsten finden wir — abgesehen von noch zu besprechenden Ausnahmen — 7, gelegentlich auch 6—5, selten 8 Falten. Zu erwähnen ist ferner, daß die hinteren Falten oft in der Mitte unterbrochen sind und damit eine Rinne — für den Abfluß der Nahrung zum Schlund — gebildet wird; bei einigen Formen mit hoher Faltenzahl (z. B. *Molossus*, *Lyroderma*) sind sogar sämtliche Falten unterbrochen. Bei *Hipposideros* mit 8—9 Falten dagegen sind diese durchgehend.

Es sei hier noch auf einige besonders auffallende Unterschiede im Gaumenfaltenmuster bei einigen Familien der *Microchiropteren* hingewiesen, die zu taxonomischen Überlegungen und Revisionen Anlaß geben könnten. Bei *Rhinopomatiden* und *Emballonuriden* ist die Faltenzahl auf 5—7 beschränkt; ferner ist die mediane Unterbrechung der hinteren Falten charakteristisch. Einem engeren Zusammenschluß beider Familien zu der Überfamilie *Emballonuroidea* dürfte nichts im Wege stehen. Jedoch habe ich Bedenken, die *Noctilioniden* in diese Überfamilie miteinzubeziehen, denn ihre beiden Vertreter zeichnen sich durch eine hohe Zahl (12) von durchgehenden Falten aus. Diese Unterschiede zeugen für eine sehr lange Selbstständigkeit und Sonderentwicklung. Eine der beiden Arten, *Noctilio leporinus*, ist dafür bekannt, daß sie Fische fängt. Jedoch wäre es völlig abwegig, anzunehmen, daß sich die hohe Faltenzahl in Anpassung an das Fangen von Fischen entwickelt hätte; vielleicht ist es umgekehrt: Die hohe Faltenzahl ermöglicht es ihm, die schlüpfrige Beute aufzunehmen und durch Gegendruck der Zunge an den Gaumen festzuhalten und langsam zu verzehren. Die kleinere Art hat ebenfalls 12 Falten, frißt jedoch keine Fische.

Die nur aus einer Gattung bestehende Familie der *Nycteriden* bildet eine in sich auch hinsichtlich des Gaumenfaltenmusters gut geschlossene Gruppe. Wiederum aber erheben sich Bedenken, sie mit den *Megadermatiden* zur Überfamilie der *Megadermatoidea* zu vereinigen, denn auch die *Megadermatiden* haben einen durch besonders hohe Faltenzahl ausgezeichneten Gaumen. Bemerkenswerterweise ist unter ihnen mindestens eine Art Wirbeltierfresser, nämlich *Lyroderma lyra* aus Indien. Sie hat von den 5 jeweils zu einer besonderen Gattung gestellten Art mit 15—16 Gaumenfalten die höchste Anzahl. Wie bei *Noctilio* können wir annehmen, daß die hohe Zahl die primäre Erscheinung ist und die Gewöhnung an Wirbeltiernahrung die sekundäre Folge war. Sicherlich zeugen auch hier die unterschiedlichen Faltenmuster für eine sehr alte Eigenentwicklung.

Sehr einheitlich ist das Muster bei der nur eine Gattung enthaltenden Familie der Rhinolophiden. Das gleiche gilt für die bisher allerdings nur in wenigen Arten untersuchten Phyllostomiden und vor allem für die große Familie der Vespertilioniden. Hingegen haben wir bei den untersuchten Molossiden zwei unterschiedliche Gruppen gefunden: Bei *Tadarida* haben wir bei den afrikanischen und asiatischen Vertretern 6, bei den untersuchten australischen 5 und bei den 2 neuweltlichen 5 und 6 Falten, also ganz allgemein eine geringe Zahl. Dagegen haben *Otomops* von Afrika 8 und *Molossus* und *Eumops* von Amerika 9 Falten. Hier ist also innerhalb der Familie ein Unterschied in der Faltenzahl festzustellen.

Sehr verschieden von den Microchiropteren ist das Faltenmuster der Megachiropteren. Dies bestätigt die Annahme einer sicherlich schon im Alttertiär erfolgte Trennung der beiden Unterordnungen. Der älteste Fossilfund, *Archaeopteropus*, stammt aus dem Alt-Oligozän. Bemerkenswert ist, daß das Gaumenfaltenmuster bei den Megachiropteren bis weit in den postdentalen Bereich des harten Gaumens reicht. Aber auch innerhalb der Familien selbst finden wir wieder erhebliche Unterschiede. Dies trifft vor allem für die Pteropidae zu, die ich von den Macroglossidae und Harpyionycteridae abgetrennt habe. Sehr undifferenziert und als einfaches Primärmuster ist das von *Plerotes* zu bezeichnen, das aus 8 durchgehenden, schwach konvex nach vorn gerichteten Falten besteht. Wesentlich differenzierter ist das Muster bei *Eidolon*, *Rousettus* und *Myonycteris*. Die Angehörigen der großen Gattung *Pteropus* haben ein im Prinzip übereinstimmendes Muster, das durch starke Vermehrung der Faltenzahl auffällt. Entsprechend schwankt aber auch dann innerhalb der Gattungen die Anzahl der Falten, und man kann einige Untergruppen unterscheiden (vgl. Andersen 1912). Bei einer notwendigen neuen monographischen Bearbeitung der Gattung *Pteropus* mit dem Ziel der klaren Abgrenzung von Rassenkreisen sollte daher das unterschiedliche Faltenmuster noch mehr als bisher als nützliches Unterscheidungsmerkmal herangezogen werden.

Sehr erhebliche Unterschiede im Faltenmuster finden sich innerhalb der Epomophorinae, die wiederum für lange Trennung und isolierte Entwicklung einzelner Gattungen sprechen, wie z. B. *Scotonycteris*, *Nanonycteris* und *Epomophorus*. *Scotonycteris ophiodon* ist mit seinen vielen dünnen, stark variierenden Falten im hinteren Gaumenbereich ein schönes Beispiel für die Tatsache „Je höher die Faltenzahl, um so höher auch die individuelle Variation“. Sehr isoliert hinsichtlich des Gaumenfaltenmusters steht die Gattung *Micropteropus*. Das Muster der Macroglossiden ist im allgemeinen dem *Rousettus*-Muster sehr ähnlich. Es ist bemerkenswert, daß der afrikanische *Megaloglossus* und der orientalische *Eonycteris* ein recht ähnliches, und zwar aufgrund der Unterbrechung der 2 oder 3 vorletzten Falten ein etwas differenziertes Primärmuster haben, dagegen der ebenfalls orientalische *Macroglossus* durch Einfachheit des Musters auffällt.

Sehr singulär ist das Faltenmuster bei den Dermoptera, die sich wahrscheinlich bereits in der jüngeren Kreide von ihren insectivoren Vorfahren abgezweigt haben. Zwar kann man auch hier durchaus noch von einem Primärtyp sprechen, der sich jedoch hinsichtlich der Faltenform sehr stark differenziert hat. Wir zählen 9 Falten. Während bei vielen anderen Säugern gerade die vorderen Falten derb und profiliert hervortreten, sind sie hier sehr dünn; sie verlaufen konvex nach vorn gebogen. Die mittleren Falten dagegen treten stark hervor und dürften, da ihre Schenkel in der Mitte steil ansteigen und seitlich steil nach hinten verlaufen, gewissermaßen als Leitplanken gedeutet werden, zwischen denen die Nahrung zu den Backenzähnen gleiten kann. Dieses stark differenzierte Muster bestätigt die Annahme einer sehr frühzeitigen isolierten Entwicklung. Eine gewisse Ähnlichkeit könnte man vielleicht beim Vergleich mit dem Muster der Ursiden erkennen, jedoch handelt es sich hierbei natürlich um eine reine Parallelentwicklung.

Innerhalb der Ordnung der *Xenarthra* finden wir bei den 3 heute noch lebenden, sehr extrem auseinanderentwickelten Familien auch ein sehr unterschiedliches Faltenmuster. Das sehr profiliert hervortretende Muster der Gürteltiere entspricht noch weitgehend dem Primärtyp, wie wir ihn bei Marsupialiern und Insectivoren kennengelernt haben. Bei den Myrmecophagiden haben sich die Falten offenbar in Anpassung an die Nahrungsspezialisierung zu dünnen angewinkelten Leisten entwickelt, an denen die Zunge die aufgenommene Nahrung abstreifen kann („Zungenkratzer“). Wir werden hier wieder von einem sehr differenzierten Muster sprechen. Bei der 3. Familie, den Bradypodidae, sind nur noch unregelmäßige, auf die seitlichen Gaumenflächen verteilte Faltenbruchstücke zu erkennen. Dieses Muster dürften wir als rudimentären Primärtyp bezeichnen, und den Falten wird kaum noch eine funktionelle Bedeutung zukommen. Diese Unterschiede im Faltenmuster bestätigen nicht nur die Annahme einer sehr frühen, in der jüngsten Kreide erfolgten Abzweigung der *Xenarthra* von den Insektenfressern, sondern sprechen auch für die frühzeitige Aufspaltung innerhalb der Ordnung.

Die mit den *Xenarthra* zwar nicht verwandten, aber in ihrer spezialisierten Lebensweise mit den Myrmecophagiden übereinstimmenden *Pholidota* zeigen den gleichen spezialisierten Primärtyp des Gaumenfaltenmusters wie diese. Hier haben wir wieder den seltenen Fall einer Konvergenzentwicklung in Anpassung an die gleiche Ernährungsweise (vgl. auch *Orycteropus* und *Tachyglossus*).

Die *Rodentia* leiten sich von der alttertiären Stammfamilie der Paramyidae ab, die ihrerseits auf Insectivora der jüngsten Kreidezeit zurückgehen. Ganz allgemein müssen wir ihr Gaumenfaltenmuster zum Primärtyp rechnen. Jedoch ist bei ihnen durch den zahnfreien Raum, das Diastema, eine Unterteilung des Gaumens und damit auch der Gaumen-

fallen gegeben, indem wir letztere in antemolare und intermolare Falten aufteilen. Meist sind diese beiden Formen in morphologischer und auch funktioneller Hinsicht verschieden. Wir können daher auf Grund dieser Gegebenheiten wieder von einem differenzierten Primärtyp sprechen. Ich möchte annehmen, und vieles deutet darauf hin, daß das Faltenmuster, wie wir es in ausgeprägter Weise bei den Sciuriden, Geomyiden und Heteromyiden, aber auch bei den Cricetiden, Arvicoliden und Muriden kennengelernt haben (vgl. Tabelle 1 und 2), dem ursprünglichen Rodentier-Muster entspricht, auch wenn die starke Radiation der Sciuriden und Muriden sicher erst in jüngster geologischer Zeit stattgefunden hat. Dieses Muster hat bei einigen sicher schon im Alttertiär isolierten Formen (z. B. Aplo-tontidae, Ctenodactylidae, Castoridae, Pedetidae) erhebliche Veränderungen erfahren, vor allem in Richtung auf eine Reduktion. Ähnliche Rückbildung der intermolaren Falten finden wir aber auch bei Spalacidae und bei Caviomorpha. Bei einigen Familien haben diese Rückbildungen bis zum völligen Verschwinden, und zwar zunächst der intermolaren, dann auch der antemolaren Falten geführt.

Sehen wir von diesen später noch zu erwähnenden Ausnahmen ab, so haben wir sehr oft 2—3 derbe, durchgehende antemolare und eine Reihe von meist schwächeren und in der Mitte unterbrochenen intermolaren Falten. Im speziellen Teil haben wir feststellen können, daß bei Muriden am häufigsten die Faltenformel $2 - 5 = 7$ auftritt. Auch bei Cricetiden, Arvicoliden und ferner bei den Sciuriden ist sie nicht selten. Während die Zahl der antemolaren Falten in den meisten Fällen mit 2 oder auch 3 konstant bleibt, kann bei den einzelnen Gattungen, z. T. auch innerhalb der Gattungen, sich die Zahl der intermolaren Falten verändern. Sie kann geringer sein, wie z. B. regelmäßig bei den Gliriden und innerhalb der Muriden bei *Deomys* und *Lophuromys*. Sie kann aber auch ansteigen, wie dies unter den Sciuriden bei der Tribus Xerini (*Xerus* und *Atlantoxerus*) sehr deutlich in Erscheinung tritt. In diesem Fall stellt sich wiederum die schwierige Frage, welches als der ursprüngliche Zustand anzusehen ist und in welcher Richtung die Entwicklung geht, zur Vermehrung oder zur Verminderung der Falten. Manches deutet darauf hin, daß beide Entwicklungsrichtungen eingeschlagen werden können und eine mittlere Gesamtfaltenzahl von etwa 7 bis 8 — wie wir sie bei primitiveren Säugetierordnungen gefunden haben — Ausgangspunkt ist. Wenn wir uns der Ansicht von Thenius (1969) anschließen: „Die Baumhörnchen (Sciurini) bilden einen seit dem Oligozän getrennten Stamm, von dem sich die Xerini und auch die Petauristinae ableiten lassen“ (p. 297), ist die Faltenvermehrung bei den beiden letzteren eine sekundäre Folgeerscheinung, für die allerdings die Frage nach einer funktionellen Bedeutung offenbleiben muß.

Für die Tendenz zur sekundären Vermehrung sprechen auch die Fälle, bei denen es ganz offensichtlich zur Einlagerung von zunächst nur kleinen

Zwischenfalten gekommen ist, und zwar bei Formen, deren Verwandte fast durchweg eine konstante niedrige Zahl aufweisen.

Sehr bemerkenswert ist die Faltenvermehrung bei dem Cooper-Baumhörnchen, das ausschließlich in einigen Montanwäldern des Kameruner Hinterlandes vorkommt. Es wurde erst 1950 von Hayman als *Heliosciurus* (*Aethosciurus*) *cooperi* beschrieben, später von Amtmann zur Gattung *Paraxerus* gestellt und schließlich von Rosevear (1969) in die Gattung *Aethosciurus* übernommen. Da es sich im Gaumenfaltenmuster so stark von anderen Baumhörnchen (Sciurini) unterscheidet und seine Gattungszugehörigkeit ohnehin umstritten ist, sollte es wohl besser in eine besondere Gattung gestellt werden (vgl. Anhang). Sein isoliertes Vorkommen in einigen Montanwäldern spricht offenbar dafür, daß es ein Montanwaldrelikt und wieder ein Beispiel für lange Eigenentwicklung darstellt.

Während, wie erwähnt, die antemolaren Falten in den meisten Fällen bezüglich Zahl und Form konstant bleiben und ihre sicherlich wichtige Funktion, nämlich unter Mitwirkung der Zunge die aufgenommene Nahrung im vorderen Mundraum festzuhalten, bewahren, kommt es bei einer ganzen Anzahl von Vertretern der Nager, wie wir gesehen haben, zu Reduktionserscheinungen der intermolaren Falten, die wieder im hinteren Gaumenteil beginnen (vgl. Primaten). Solche Rückbildungen der intermolaren Falten finden wir — in unterschiedlichem Fortschritt — als Parallelerscheinung auch bei verwandtschaftlich weit entfernt stehenden Familien. Bei den Bathyergiden ist das Muster soweit zurückgebildet, daß man kaum noch von Falten sprechen kann. Es bestehen aber auch noch verschiedene andere Abweichungen. So sind bei *Pedetes* 4 antemolare Falten und nur noch Spuren der vorderen intermolaren Falten vorhanden, und bei *Castor* haben wir ebenfalls 4 antemolare Falten, und der intermolare Gaumenraum ist völlig faltenfrei. Dies zeugt wieder von einer langen selbständigen Eigenentwicklung.

Damit kommen wir zu den interessanten Caviomorphen, die als frühzeitig (Oligozän) nach Südamerika gekommene Abkömmlinge der nordamerikanischen Paramyidae angesehen werden. Bei ihnen treffen wir alle Übergänge vom normalen Rodentier-Faltenmuster bis zum völligen Verschwinden aller Falten. Erstgenannte Erscheinung finden wir z. B. bei *Octodon* (Faltenformel $2 - 5 = 7$). Aber auch bei den Dasyproctidae ist das Muster mit der gleichen Faltenformel noch relativ gut ausgebildet. Diese Tatsache ist für uns ein wichtiger Hinweis auf die angenommene Ursprünglichkeit des Muriden-Musters, nämlich die profilierte Ausbildung der antemolaren und intermolaren Falten.

Die von Tullberg gegebene Beschreibung und Abbildung des Gaumens von *Ctenomys* lassen keine Falten mehr erkennen. Bei den Echimyidae stellen wir teils eine ungewöhnlich hohe Zahl von intermolaren Falten, z. B. bei *Kannabateomys* (was schwer zu erklären ist), teils eine starke Ver-

minderung der Zahl, z. B. bei *Echimys*, fest. Bei den Myocastoridae und Erethizontidae ist kaum noch von Faltenbildung zu sprechen und bei den Vertretern der Caviidae (*Dolichotis*, *Hydrochoerus* und *Cavia*) ist der Gaumen völlig faltenfrei. Ob dies etwa in ursächlichem Zusammenhang mit dem starken Konvergieren der Backenzahnreihen nach vorn und der starken Auswölbung des intermolaren Gaumendaches zusammenhängt, muß zunächst dahingestellt bleiben.

Blicken wir in diesem Zusammenhang auf die von Thenius gegebene Stammbaumdarstellung der Rodentier, so sehen wir, daß es sich um Familien handelt, die auch aufgrund ihrer sonstigen Merkmale oder ihrer Fossilgeschichte als sehr lange isolierte, selbständige Gruppen gelten. Dies bestärkt uns wiederum in der Annahme, daß das Gaumenfaltenmuster als ein zusätzliches wertvolles Merkmal bei stammesgeschichtlichen Untersuchungen angesehen werden kann. Analog dürften wohl auch Unterschiede, die wir innerhalb der Familien bei den unteren Taxa (Gattungen, Arten) finden, auf relativ weit zurückliegende Abzweigung und Isolation schließen lassen.

Umgekehrt deutet — bis auf wenige Ausnahmen — eine auffallende Übereinstimmung des Gaumenfaltenmusters, z. B. bei den Baumhörnchen (Sciurini), wie bereits angedeutet, auf eine sehr junge Aufspaltung hin, obwohl die Stammgruppe selbst sich im Alttertiär bereits ausgebildet hat. Thenius schreibt: „Das sciuride Evolutionsniveau dürfte an der Wende Eozän-Oligozän erreicht worden sein. Im Oligozän noch selten, lassen sich bereits im älteren Miozän mehrere Stämme unterscheiden, die im Jung-Tertiär zu einer großen Formenfülle geführt haben“ (p. 207).

Die engere Verwandtschaft der Cricetiden, Arvicoliden und Muriden zueinander wird ebenfalls schon durch das ähnliche Gaumenfaltenmuster unterstrichen. Letztere bilden eine junge Gruppe, die im Miozän von Cricetiden-Vorfahren abstammen und sich in geologisch jüngster Zeit gewaltig entfaltet und über weite Gebiete der alten Welt verbreitet haben. So sind die Muriden auch in das südostasiatische Inselgebiet eingedrungen und haben sich über Neuguinea bis Australien ausgebreitet. Hier kommen sie in einer Familie mit 13 Gattungen und über 70 Arten vor.

Dies braucht jedoch keineswegs zu bedeuten, daß alle in diesem Gebiet heimischen „Muriden“ als Jungeinwanderer gelten müssen. Es wurde in der Literatur bereits darauf hingewiesen, daß wir im indoaustralischen Gebiet mit mehreren, und zwar älteren und jüngeren Einwanderungswellen oder Faunenelementen rechnen müssen. Tate (1936) unterscheidet 3 unterschiedliche Stämme, von denen 2 als ältere Reliktgruppen, die 3. als junge Invasionsgruppe angesehen werden (vgl. auch Rümmler, 1938).

Bei der Untersuchung einiger weniger Arten, die mir aus diesem Gebiet zur Verfügung standen, war ich sehr überrascht, daß *Phloeomys* von der Philippinen-Insel Luzon ein von dem Muridentyp völlig abweichendes Gaumenfaltenmuster zeigt, das sich durch die erhebliche Zahl von intermolaren

Falten auszeichnet. Ähnlich fällt auch das Faltenmuster von *Batomys* durch Vermehrung der intermolaren Falten aus dem Muriden-Schema ganz heraus. Ich möchte daher vorschlagen, nicht wie nach der bisherigen Gepflogenheit *Phloeomys* zusammen mit anderen Formen als Unterfamilie Phloeomyinae zu den Muridae zu stellen, sondern mindestens zum Rang einer eigenen Familie Phloeomyidae zu erheben (vgl. Anhang). Es dürfte sich hier um Inselreliktformen handeln, deren taxonomische Einordnung noch einer besonderen Bearbeitung bedarf.

Im übrigen ist jedoch bemerkenswert, daß die bisher untersuchten Gattungen *Pogonomys* und *Chiropotomys*, die zu den Phloeomyinae gestellt wurden, ein normales Muriden-Muster zeigen. Das gleiche gilt, soweit untersucht, für *Hydromys*, eine Gattung, die zusammen mit anderen Gattungen in der Unterfamilie Hydromyinae ihren Platz einnimmt und sich wahrscheinlich erst im Pleistozän bis nach Australien ausgebreitet hat. Dies trifft ebenso für *Pseudomys* (Unterfamilie Pseudomyinae) zu. Auf Grund des Gaumenfaltenmusters wird man die genannten Gattungen ohne Bedenken zu den Muridae rechnen.

Wenden wir uns den Carnivoren zu, so wird angenommen (vgl. Thenius 1969), daß sich — nachdem der Terminus „Creodontia“ als taxonomischer Begriff fallengelassen wurde — die neuzeitlichen Carnivora von den aus dem ältesten Tertiär bekanntgewordenen Miaciden ableiten, die ihrerseits auf Insectivoren im weitesten Sinne zurückgehen. Ihr Faltenmuster, im besonderen das stets gut ausgebildete der Fissipedier, gehört zum Primärtyp und ist relativ einfach gestaltet. Innerhalb der Familien finden wir meist eine weitgehende Übereinstimmung, jedoch unterscheiden sich die Familien bezüglich der Anordnung und Zahl der Falten untereinander. Bei den Musteliden sind meist die vorderen Falten durchgehend, die hinteren in der Mitte durch eine Längsfurche unterbrochen, also in 2 Schenkel aufgespalten, ja es besteht die Tendenz zur Rückbildung der hintersten Falten. Die Faltenzahl ist mit 5—7 relativ gering.

Von den Procyoniden liegt zu wenig Material vor, als daß schon jetzt Allgemeines über das Gaumenfaltenmuster ausgesagt werden könnte. Die Faltenzahl scheint etwas höher zu liegen als bei den Musteliden. Bei *Nasua* sind es 9; bei *Ailurus* ist die 9. Falte stark rückgebildet.

Auch bei den untersuchten Ursiden ist die Faltenzahl mit ca. 10 recht hoch. Besonders auffallend ist jedoch ihre starke nach vorn konvex gebogene und durchgehende Krümmung. Dies trifft vor allem für die mittlere Gaumenpartie zu, wohingegen bei den hinteren Falten Rückbildungen auftreten. Bemerkenswert ist, daß auch der neuweltliche Brillenbär (*Tremarctos*) den gleichen differenzierten Faltenotyp zeigt, ein Zeichen für die geologisch relativ junge Abzweigung und Einwanderung nach Südamerika.

Sehr einheitlich und einfach zeigt sich das Muster der Caniden. Es ist durch 8—9 derbe und meist durchgehende, z. T. im hinteren Gaumenbereich

leicht eingekerbte oder auch in der Mitte durchgetrennte Falten gekennzeichnet. Wiederum sei darauf hingewiesen, daß eine sehr isoliert stehende und spezialisierte neotropische Art, der Mähnenwolf, keine wesentlichen Unterschiede zu den übrigen Familienangehörigen erkennen läßt, was für seine sehr junge Isolierung spricht.

Bei den Schleickkatzen konnte eine unterschiedliche Faltenzahl festgestellt werden. Die höchste Zahl wurde bei *Ichneumon* mit 11—12 festgestellt. Bei *Mungo* und *Herpestes* sind 9 gut ausgebildete Falten vorhanden. Außerdem liegen hinter den letzten noch einige Faltenreste, die für eine Faltenrückbildung sprechen. Bei *Genetta* und *Paradoxurus* finden wir 8 Falten; bei letzterer Art jedoch sind die beiden letzten nur als kurze seitliche Faltenstücke angelegt. Bei allen untersuchten Arten sind die vorderen Falten durchgehend und die hinteren in der Mitte unterbrochen. Die unterschiedliche Ausbildung innerhalb der Familie dürfte wiederum dafür sprechen, daß die Differenzierung in einzelnen Unterfamilien schon in geologisch früher Zeit erfolgt ist. Das Faltenmuster von *Hyaena* kommt dem der Schleickkatze sehr nahe.

Dagegen finden wir bei den untersuchten Feliden, und zwar bei Groß- und Kleinkatzen, ein recht einheitliches Muster. Mit 7 Falten ist die Zahl gering und sämtliche Falten sind durchgehend. Gelegentlich auftretende Faltenstückchen im hinteren Gaumenraum zeugen von Rückbildungserscheinungen. Eine größere Ähnlichkeit mit dem Muster der Caniden ist nicht vorhanden.

Bei den Pinnipediern, die bereits im Alttertiär ihre Eigenentwicklung begonnen haben, macht sich eine sehr starke Rückbildung der Gaumenfalten bemerkbar. Leider standen nur wenige Formen zur Verfügung, so daß noch kein abschließender Überblick gegeben werden kann. Innerhalb der Familie der Phocidae finden wir die Übergänge von zahlreichen Falten mit unregelmäßigem Verlauf und unsymmetrischer Anordnung bei der Sattelrobbe (*Pagophilus*), bis zur Reduktion der Faltenzahl bei der Ringelrobbe (*Pusa*) und zum völligen Verschwinden beim Seeleoparden (*Hydrurga*). Bei den zur Überfamilie der Otarioidea zusammengefaßten Ohrenrobben und Walrosse scheint nach den bisherigen Untersuchungen die Entwicklung ebenfalls zum allmählichen völligen Verschwinden der Falten geführt zu haben. Doch sind Untersuchungen an weiterem Material notwendig.

Ganz offensichtlich hängt die Reduktion der Falten bei den Robben mit der schwindenden Funktion zusammen, denn die meisten Robben sind Schlinger, bei denen das sekundär wieder entwickelte, spitze, homodonte Fanggebiß zum Festhalten der Beute, meist Fische, genügt. Als Parallele sind, wie wir noch sehen werden, die Delphine anzuführen, die ebenfalls Schlinger sind und keine Gaumenfalten mehr besitzen.

Die Reduktion der Gaumenfalten bei den Pinnipediern bestätigt (ganz abgesehen von den sonstigen morphologischen Veränderungen) wiederum

die Annahme einer langen Trennung von den Fissipediern. Die erhöhte Faltenzahl einmal bei einigen Phociden, zum anderen bei Ursiden könnte auf die angenommene engere Verwandtschaft beider Gruppen, bzw. auf die Abzweigung der Pinnipedier von arctoiden Raubtieren, hinweisen.

Staffeltyp

Ein von dem Primärtyp völlig abweichender Gaumenfalten-Bauplan tritt uns bei den nun folgenden Säugetierordnungen entgegen. Dieses Gaumenfaltenmuster haben wir als Staffeltyp bezeichnet. Zwar kennen wir einige Formen, die zweifellos zum Primärtyp gehören, deren Gaumenfaltenmuster aber an den Staffeltyp erinnert. Ich denke z. B. an *Lyroderma lyra*. Hier handelt es sich aber lediglich um eine äußerliche Parallelerscheinung, die naturgemäß nichts mit verwandtschaftlicher Beziehung zu tun hat.

Der Staffeltyp ist durch eine dichte Folge zahlreicher, meist quer über den Gaumen verlaufender Falten gekennzeichnet. In sehr charakteristischer Form finden wir ihn bei Perissodactylen und Artiodactylen (vgl. z. B. Abb. 145 und Abb. 151). Bei ihnen liegen die mit ausgezacktem Kamm nach hinten gerichteten Falten geradezu dachziegelförmig übereinander, was aber nicht bei allen Formen so stark in Erscheinung tritt, wie überhaupt auch bei diesem Typ wieder Abwandlungen und Differenzierungen vorkommen. In der Regel sind die dicht gelagerten Falten nicht durchgehend, sondern in der Mitte unterbrochen. Außerdem sind sie nicht selten gegeneinander versetzt, also alternierend angeordnet. Ferner reichen die Falten selten bis zum Abschluß des harten Gaumens und verschwinden — auch bei den Formen, bei denen das knöcherne Gaumendach weit nach hinten reicht — doch schon mehr oder weniger in der Mitte der Molarenreihen. In manchen Ordnungen machen sich bei den letzten Falten Rückbildungserscheinungen durch Faltenverkümmierungen bemerkbar. Eine Beeinflussung des Verlaufs der Gaumenfalten durch die zahnfreie Region, die es z. B. — analog dem Diastema der Nager — bei den Artiodactylen in sehr ausgeprägter Weise gibt, ist nicht festzustellen.

Beim Blick auf die Ausführungen von Thenius (1969) über die stammesgeschichtlichen Beziehungen der Ordnungen zueinander sehen wir, daß alle Ordnungen, die den Staffeltyp zeigen, auf Condylarthren-Vorfahren zurückgehen und sich in geologisch alter Zeit von ihnen abgezweigt haben. In dem von Thenius entworfenen Abstammungsschema innerhalb der Placentalier (Abb. 159) ist die Trennungslinie der Vertreter des Primärtyps und der des Staffeltyps zwischen Carnivoren und Lagomorphen zu ziehen, wobei ich in der dieses Schema wiedergebenden Abbildung eine geringfügige Änderung durch ein etwas weiteres Abrücken der Carnivoren von den Condylarthren-Abkömmlingen vorgenommen habe. Denn will man, wie in vorliegender Ausführungen, das Gaumenfaltenmuster als ancestrales morphologisches Merkmal bei stammesgeschichtlichen Untersuchungen verwenden, so müs-

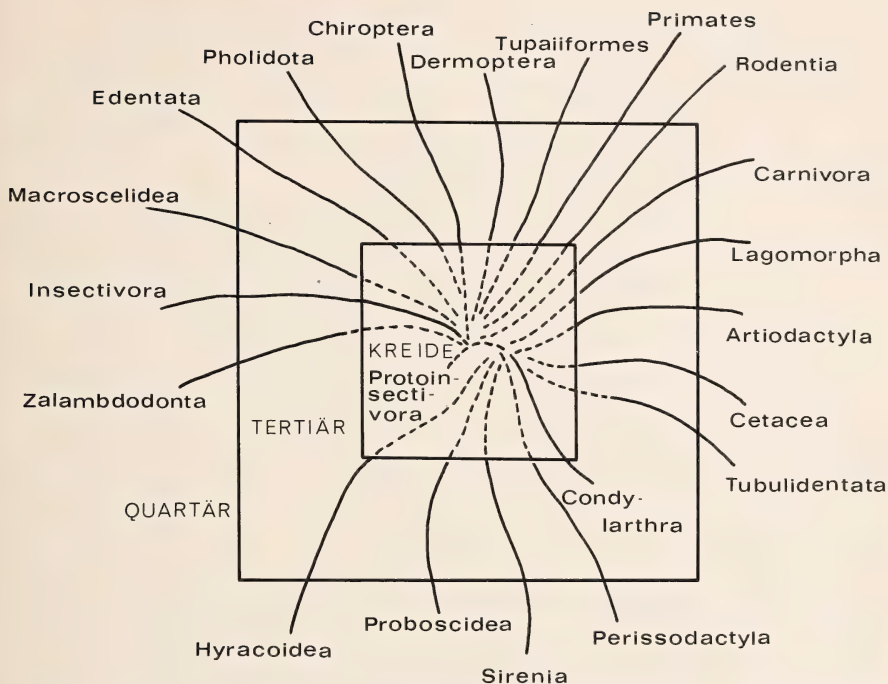


Abb. 159: Stammbaumschema der Placentalia (etwas verändert nach Thenius)

sen die Carnivoren unbedingt zu den Formen gerechnet werden, die den Primärtyp, wenn auch in differenzierter Form, repräsentieren.

Wenn wir die in Frage kommenden Ordnungen mit einem nach dem Staffeltyp gebauten Muster durchgehen, so muß auch das Gaumenfaltenmuster der *Lagomorphen* in den Staffeltyp einbezogen werden. Über ihre stammesgeschichtlichen Beziehungen führt Thenius unter Anlehnung an Frick (1965) folgendes aus: „Entwicklungsgeschichtliche Befunde sprechen für einen selbständigen Säugetierzweig, der sich aus einer den Huftieren nahestehenden Basisgruppe entwickelt hat“ (p. 405). Die Ansichten hierüber gehen zwar noch auseinander, doch dürfte eine engere Beziehung zu den Condylarthra, der Stammform der „Huftiere“ bestehen, die in der jüngeren Kreide bereits ausgebildet waren und auf insectivore Vorfahren zurückgehen. Es muß als wahrscheinlich angenommen werden, daß sich bei den Condylarthra bereits das Staffelmuster entwickelt hat.

Trotz des bei Lagomorphen besonders langen Diastema ist der Abstand der Gaumenfalten zwischen den Molaren kaum wesentlich dichter als im zahnfreien Abschnitt, ganz im Gegensatz zu den Rodentiern, bei denen wir im allgemeinen nur 2 (bis 3) antemolare Falten feststellen konnten. Rodentier und Lagomorphen haben also — auch im Hinblick auf das Gaumenfaltenmuster — stammesgeschichtlich nichts miteinander zu tun. Linton

(1905), der die Hasenartigen noch zu den Rodentieren zählt und den Unterschied im Gaumenfaltenmuster auf unterschiedliche Ernährung zurückzuführen versucht, spricht bemerkenswerterweise schon von einer stärkeren Übereinstimmung zwischen Hase/Kaninchen und Schaf. Die Anzahl der Falten beträgt bei *Lepus* und *Oryctolagus* 14—15; sie ist bei *Sylvilagus* mit 12 und bei *Ochotona* mit 10—11 etwas geringer.

Betrachten wir nun die Gaumenfalten der nachfolgenden Ordnungen, deren Ahnen eng mit den Condylarthren, den „Stammhuftieren“, verbunden sind (vgl. Abb. 158), so begegnen wir (mit wenigen Ausnahmen) immer wieder dem Staffelmuster, oft in typischer, bisweilen auch in differenzierter Form. Wie erwähnt, ist es bei den *Artiodactylen* sehr prägnant ausgebildet und stimmt bei den vorliegenden Arten im Gesamtbild überein; lediglich die Anzahl der Falten ist etwas unterschiedlich, ist aber auch — wie bei der hohen Faltenzahl nicht anders zu erwarten — in geringem Maße individuell variabel. Bei *Hippopotamus* sind etwa 16 Falten vorhanden. Bei den Suiden ist die Zahl am höchsten und beträgt bei *Sus*, *Potamochoerus* und *Phacochoerus* 22—23 und bei *Babyrousa* sogar 24—25. Bei der Familie Tayassuidae konnte ich 18 Falten feststellen.

Bei den untersuchten Camelidae, und zwar sowohl bei dem altweltlichen *Camelus* als auch bei dem neuweltlichen *Lama*, zeigt übereinstimmend die vorderste und hinterste Gaumenpartie ein etwas gestörtes Faltenmuster; nur die Falten in der Mittelpartie des Gaumens sind gut ausgeprägt. Die hohe Übereinstimmung des Musters bei beiden Vertretern zeugt für die sehr junge Isolierung der neuweltlichen von den altweltlichen Formen.

Relativ gering ist die Faltenzahl mit 11 bis 12 bei den Traguliden. Unter den Cerviden werden bei *Dama* 13, bei *Cervus* 14—15, bei *Capreolus* 16 bis 20, bei *Alces* sogar 24 und bei *Rangifer* 21—22 Falten festgestellt, wobei übereinstimmend das Faltenrelief im hinteren Gaumenabschnitt mehr und mehr undeutlich wird und die Falten auslaufen und verschwinden. Das gleiche ist auch bei Boviden der Fall, so daß oft die genaue Faltenzahl nicht klar zu erkennen ist. Es wurden bei *Cephalophus* mindestens 12, bei *Taurotragus* 14—15, bei *Bos* mindestens 16, bei *Antidorcas* 17, bei *Connochaetus* mindestens 20—21, bei *Antilope* 22, bei *Ammotragus* 17—18, bei *Capra* etwa 15, bei *Ovis* ebenfalls 15 und bei *Ovibos* 13—14 festgestellt.

Weiterhin finden wir das Staffelmuster in etwas differenzierter Form bei dem einzigen rezenten Vertreter der *Tubulidentata*, dem hoch spezialisierten Erdferkel, bei dem die Falten schmal und mit nach hinten gerichteten Schneiden oder Kanten ausgebildet sind; das Muster erscheint an die einseitige Ernährungsweise angepaßt, indem die Falten, ähnlich wie bei anderen, früher schon erwähnten Ameisen- und Termitenfressern, als „Zungenkratzer“ dienen. *Orycteropus* gilt als Abkömmling alttertümlicher Huftiere, die zweifellos schon spätestens im Alttertiär eine eigene Entwicklung begonnen haben.

Unter den *Perissodactylen*, die ein typisches Staffelmuster zeigen, schwankt die Zahl der Falten bei *Equus* zwischen 15 und 18; bei *Tapirus* zählte ich 14 und bei *Rhinoceros* etwa 15—16. Häufig stehen rechte und linke Faltschenkel alternierend zueinander.

Bei den *Sirenen*, die zu den Paenungulaten gehören, ist eine Stellungnahme sehr schwierig. Sie rechnen zu den Ausnahmen, bei denen sich das Faltenmuster so verändert hat, daß es nur schwer zu deuten ist. Zweifellos ist es stark reduziert und seine Funktion ist an die auf und neben den Aufaltungen befindlichen Hornzähnen übergegangen. Daß im vorderen Teil des Gaumens dicht aufeinanderfolgende Falten vorhanden sind, zeigt der Gaumenabdruck eines sehr jungen Foetus von *Manatus*. Beim Dugong ist fraglich, ob wir überhaupt noch von Falten sprechen können. Bei den *Sirenen* ist also infolge hoher Spezialisierung, die eine sehr alte Abspaltung und selbständige Entwicklung voraussetzt, das Gaumenfaltenmuster stark verändert, so daß eine klare Entscheidung, ob es dem Staffelmuster zugerechnet werden kann, nicht mehr objektiv möglich ist.

Wesentlich klarer ist die Beurteilung bei den ebenfalls den Paenungulaten zugehörnden *Proboscidea* und *Hyracoida*. Wenigstens im frühen Embryonalstadium zeigen Elefanten ein Gaumenfaltenmuster, das ohne Bedenken dem Staffeltyp zugerechnet werden kann. Postnatal kann man wohl, wenn überhaupt, nur noch von einem stark rückgebildeten Faltenmuster sprechen. Dagegen ist bei den Schliefern auch im erwachsenen Zustand das Faltenmuster deutlich ausgeprägt. Zwar ist die Faltenzahl mit 11 relativ gering und die Falten bedecken den ganzen harten Gaumen, doch entspricht die dichte Aufeinanderfolge dem Erscheinungsbild eines differenzierten Staffelmusters.

Die *Cetaceen* werden hier wegen ihrer besonders weitgehenden Spezialisierung als letzte behandelt. Thenius hat unter Heranziehung der einschlägigen Literatur noch einmal die nähere Verwandtschaft der Cetaceen mit den Artiodactylen eingehender begründet und in seiner Darstellung der stammesgeschichtlichen Beziehungen der Ordnungen zueinander zum Ausdruck gebracht (vgl. Abb. 159). Gleichzeitig hat er den monophyletischen Ursprung, aber auch die sehr frühzeitige, im Alttertiär erfolgte Trennung der Mystacoceti und Odontoceti dargelegt. Es erhebt sich für uns nun die Frage, ob auch das Gaumenfaltenmuster die erwähnten verwandtschaftlichen Beziehungen bestätigen kann. Bei der sehr frühzeitigen Abtrennung der Wale und die ebenfalls in geologisch früher Zeit erfolgte Aufspaltung in 2 Unterordnungen muß nach unseren bisherigen Erfahrungen vor allem im Hinblick auf die extreme Spezialisierung, damit gerechnet werden, daß ein zweifellos vorhanden gewesenes Gaumenfaltenmuster Veränderungen durchgemacht hat. Dies ist nun sowohl bei den Barten-, als auch bei den Zahnwalen der Fall, und zwar in entgegengesetzter Richtung. Soweit die Beobachtungen an den mit einem homodonten Fanggebiß ausgestatteten

Delphinen verallgemeinert werden können, fehlt bei den Zahnwalen ein Faltenmuster völlig und das Gaumendach ist faltenfrei. Als Parallele dazu könnte man einige Robben, wie z. B. den Seeleopard, anführen, bei dem offenbar als Nahrungsschlinger Gaumenfalten funktionslos wurden und im Laufe der Entwicklung ebenfalls völlig verschwunden sind.

Bei den Bartenwalen dagegen konnte der Nachweis geführt werden, daß die während der Ontogenese sich erst spät ausbildenden Hornplatten aus umgewandelten und extrem vermehrten Gaumenfalten entstehen (vgl. Tullberg, 1883, Küenthal, Weber). Es liegt auf der Hand, daß wir die eng hintereinanderstehenden Barten vom Staffeltyp ableiten. Die Funktion der Barten als Seihapparat wurde bereits erwähnt und ist allgemein bekannt.

Ausblick

Es kam zunächst im wesentlichen darauf an, einen allgemeinen Überblick über die Gaumenfaltenmuster der Säuger zu geben und einen Vergleich zwischen den einzelnen Ordnungen und Familien, aber soweit möglich, auch innerhalb der Familien bei den Gattungen vorzunehmen. Viele Fragen, die die Bedeutung der Gaumenfalten als taxonomisch wichtiges Merkmal bei den unteren Taxa betreffen, sind hier noch offengelassen oder nur in einigen Fällen berührt. Für eine genauere Beurteilung bedarf es für jede Art eines umfangreichen Materials, an dem zunächst einmal die individuelle Variation festzulegen wäre. Bei aller festgestellten Konstanz im Gaumenfaltenmuster kommt es doch, wie wir gesehen haben und wie nicht anders zu erwarten, zu geringfügigen Schwankungen z. B. bezüglich der Anzahl der Falten (vgl. *Hybomys*, manche *Sciuridae*) oder auch hinsichtlich ihres Verlaufs: ob gleichmäßig konvex nach vorn gebogen, in der Mitte oral- oder aboralwärts eingeknickt, ob durchgehend oder unterbrochen. Solche Variationen innerhalb einer Art können Entwicklungstendenzen andeuten, wobei die Entscheidung oft schwer ist, in welcher der beiden Richtungen diese gehen, ob z. B. in Richtung auf Vermehrung oder Verminderung der Faltenzahl. Es wurden Beispiele gebracht, die darauf hinweisen, daß beide Entwicklungsrichtungen eingeschlagen werden können.

Bei einigen Arten, von denen größere Serien vorlagen, war es möglich, die vorhandene Variationsbreite festzustellen. So kann sich beispielsweise bei *Rousettus*-Arten die Zahl der durchgehenden und unterbrochenen Falten leicht verschieben (Faltenformel bei *Rousettus aegyptiacus* meist 4 — 3 — 1, seltener 3 — 4 — 1, ausnahmsweise 4 — 4 — 1). Es kann zur beginnenden oder vollendeten Ausbildung von Zwischenfalten kommen (vgl. z. B. *Asellia tridens*). Im speziellen Teil ist auf solche individuellen Unterschiede von Fall zu Fall näher eingegangen worden. Ganz allgemein ist festzustellen, daß je höher die Faltenzahl, um so größer auch die Variationsbreite.

Ebenso nimmt die Variation bei Funktionsloswerden der Falten und damit verbundener Faltenreduzierung zu (vgl. höhere Primaten). Solche Reduzierungen beginnen meist im hinteren Gaumenbereich. Zeichen für Fortfall der Funktion sind auftretende Asymmetrien, Faltenverschmelzungen oder auch Faltenzerfall. Solche Veränderungen des Gaumenfaltenmusters beanspruchen zweifellos, wie schon früher betont, eine lange Entwicklungsdauer.

Viele Beobachtungen deuten darauf hin, daß das Gaumenfaltenmuster innerhalb der Gattungen recht konstant ist. Vielleicht gelingt es aber anhand großer Serien und bei sorgfältiger Prüfung kleine Unterschiede auch bei den nahe verwandten Arten festzustellen. Die Unterscheidungsmöglichkeit der Art *Praomys jacksoni* (Faltenformel $2 - 5 = 7$) von der Artengruppe *Praomys morio/tullbergi* (Faltenformel $2 - 7 = 9$) mit Hilfe der Gaumenfalten war für mich überraschend und gab überhaupt den Anstoß zu weiteren Gaumenfaltenuntersuchungen auch bei anderen Säugetieren.

Wichtig könnte ein Vergleich der Gaumenfaltenmuster bei der Frage der Abstammung der Haussäugetiere von Wildformen sein. Bei Wild- und Hauskaninchen finden sich nach den bisherigen Vergleichen keine Unterschiede. Im Hinblick auf das zu geringe Material habe ich die Frage nach der Stammform des Haushundes nur kurz berührt. Die beiden von mir untersuchten Gaumen von *Canis lupus* zeigen eine Besonderheit, nämlich eine verkürzte vorletzte Falte, die bei einigen Hunderassen wiederkehrt, bei je einem Exemplar von *Canis aureus* und *Canis mesomelas* aber fehlt. Aber das berechtigt im Hinblick auf die noch ausstehende Feststellung einer möglichen Variationsbreite noch zu keiner endgültigen Schlußfolgerung.

Wie wichtig die Beachtung des Gaumenfaltenmusters für Erkenntnisse der verwandtschaftlichen Beziehungen sein kann, zeigen die Lagomorphen. Sie sind eines der markantesten Beispiele dafür, wie stark die stammesgeschichtliche Herkunft für die Gestaltung des Gaumenfaltenmusters verantwortlich ist. Wir sehen hier die Ansicht Gegenbaur's (1878) bestätigt, daß die phylogenetische Bedeutung der Gaumenfalten größer ist als die physiologische.

Die überraschenden Befunde, die z. B. die Untersuchung des Gaumenfaltenmusters von *Noctilio leporinus*, der Megadermatiden, von *Montisciurus cooperi*, *Phloeomys* und anderen Arten ergeben haben, könnte auch bei weiteren seltenen oder isoliert stehenden Formen neue Erkenntnisse bringen. Hier sollte es uns zunächst genügen, die Aufmerksamkeit auf die Gaumenfalten zu lenken und auf die erfolgversprechenden Möglichkeiten hingewiesen zu haben.

ANHANG

Ohne die herkömmlichen Körpermerkmale bei systematischen Arbeiten abwerten zu wollen, sollen hier einige taxonomische Vorschläge gemacht werden, die sich aus den Untersuchungen der Gaumenfaltenmuster ergeben:

Chiroptera

Die *Noctilionidae*, die zusammen mit den *Rhinopomatidae* und *Emballonuridae* zur Überfamilie der *Emballonuroidea* vereinigte werden, sollten aus diesem Verbande gelöst und als eine seit geologisch alten Zeiten isolierte Familie angesehen werden. Beide rezenten Arten zeichnen sich durch relativ hohe Gaumenfaltenzahl aus.

Auf Grund der sehr unterschiedlichen Gaumenfaltenmuster sollte man auch die *Nycteridae* nicht, wie bisher üblich, mit den *Megadermatidae* zu einer Überfamilie *Megadermatoidea* vereinigen, sondern beide als isolierte Familien ansehen.

Rodentia

Unter den *Sciuridae*, und zwar im Tribus *Sciurini* (Baumhörnchen), sollte die 1950 von Hayman als *Heliosciurus (Aethosciurus) cooperi* beschriebene, später von Amtmann zu *Paraxerus* und von Rosevear zu *Aethosciurus* gestellte Art aufgrund des völlig abweichenden, durch hohe Zahl der intermolaren Falten charakterisierte und gegen die übrigen *Sciurini* sich abgrenzende Art in eine eigene Gattung gestellt werden. Ich schlage hierfür den Namen

Montisciurus gen. nov.

vor. *Montisciurus cooperi* ist offenbar ein (pleistozänes?) Montanwaldrelikt, das bisher nur von einigen Bergwäldern im Westkameruner Hinterland bekannt wurde.

Die in ihrer Verbreitung auf die Philippinen beschränkte Gattung *Phloeomys*, die bisher in der Unterfamilie *Phloeomyinae* zur Familie der *Muridae* gerechnet wurde, zeichnet sich durch ein überaus faltenreiches Muster im intermolaren Gaumenbereich aus, das sich völlig von dem bei den Muriden üblichen Muster unterscheidet. Daher sollte die Gattung *Phloeomys*, die sich darüber hinaus noch durch besondere Schädel- und Gebißmerkmale auszeichnet, aus der Familie der *Muridae* gelöst und in eine eigene Familie *Phloeomyidae* gestellt werden.

Man kann annehmen, daß die ebenfalls auf die Philippinen beschränkte Gattung *Crateromys* zur Familie der *Phloeomyidae* gehört. Dagegen haben die von mir untersuchten, bisher zur Unterfamilie *Phloeomyinae* gestellten Gattungen *Pogonomys* und *Chiropodomys* ein normales Muridenmuster und sollten nicht in die neue Familie der *Phloeomyidae* aufgenommen werden.

Es wäre sehr erwünscht, die philippinische, aber darüber hinaus die ganze indo-australische „Muriden“-Fauna einer Revision zu unterziehen, wobei voraussichtlich die Beachtung des Gaumenfaltenmusters nützlich sein dürfte.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Säugetiere besitzen ein sekundäres Gaumendach, das den Mundraum vom Nasenraum trennt, so daß die Atmung durch die Nahrungsaufnahme und -verarbeitung im Munde nicht behindert wird. Die diesen „harten Gaumen“ bedeckende Epithelschicht zeigt meist quer verlaufende Leisten oder Falten (*Rugae palatinae*), die in erster Linie als Widerlager der Zunge dienen dürften und mithelfen, die aufgenommene Nahrung im Munde festzuhalten. Bei einigen Formen haben sie besondere Funktionen zu erfüllen.

2. Zweifellos stellen die Gaumenfalten ein sehr ancestrales Merkmal der Säugetiere dar, denn wir begegnen ihnen schon bei den Monotremen, von denen wir annehmen, daß sie bereits im Jura aus einer der Säugetierstammgruppen entstanden sind und sich isoliert weiterentwickelt haben. Ferner finden wir Gaumenfalten bei allen Marsupialiern und bei den Placentaliern, die beide auf eine gemeinsame Stammgruppe, nämlich kreidezeitlichen *Pantotheria* zurückgehen. Die Urtümlichkeit der Gaumenfalten geht auch daraus hervor, daß sie schon in sehr frühem Embryonalstadium auftreten. Während der prä- und postnatalen Entwicklung macht in den meisten Fällen das Gaumenfaltenmuster kaum wesentliche Veränderungen durch.

3. Man muß annehmen, daß die Gaumenfalten im Zuge der Entwicklung zur Homoiothermie entstanden sind, als das homodonte Greifgebiß der Reptilien sich zum heterodonten Säugegebiß umbildete, das durch die Kaufunktion der Backenzähne eine bessere Verarbeitung und Ausnutzung der Nahrung und damit eine bessere Versorgung des Stoffwechsels ermöglichte. Die Funktion des Greifens und Festhaltens der Nahrung blieb den Zähnen im vorderen Teil des Gesichtsschädels vorbehalten, die nun in dieser Funktion durch die Gaumenfalten unterstützt werden. Einen indirekten Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme finden wir bei einigen untersuchten Delphinarten, bei denen sich die Zähne sekundär wieder zu einem homodonten Greifgebiß umgewandelt haben und die Gaumenfalten — ebenfalls sekundär — völlig verschwunden sind.

Bei den Pinnipediern bahnt sich eine gleiche Entwicklung an.

4. Für die vorliegenden Untersuchungen der Gaumenfaltenmuster standen unter Berücksichtigung der in der Literatur vorliegenden Angaben etwa 530 Arten zur Verfügung, die 117 Familien angehören und sämtliche Ordnungen vertreten. Wir können zwei Grundbaupläne des Gaumenfaltenmusters unterscheiden: *Primärtyp* und *Staffeltyp*. Der einfache Primärtyp ist dadurch gekennzeichnet, daß etwa 8 Falten quer und meist etwas konvex nach vorn gebogen über den Gaumen verlaufen. Beim Staffeltyp folgen die in größerer Zahl vorhandenen Falten dicht aufeinander, bisweilen dachziegelartig sich überdeckend. Bei beiden Typen kann es zu Differenzierungen kommen, die sich auf die Anzahl, den Verlauf, die mediane Unterbrechung und auf eine unterschiedlich fortgeschrittene Reduktion der Falten beziehen können; letztere ist bisweilen mit der Ausbildung eines asymmetrischen Musters und mit Faltenverschmelzung, -aufgabelung und -zerfall verbunden (z. B. *Primates*).

5. Der Primärtyp findet sich in einfacher oder differenzierter Form bei folgenden Ordnungen: *Monotremata*, *Marsupialia*, *Insectivora* (*Zalambdodonta*, *Insectivora*,

Macroscelidea), Tupaiiformes, Primates, Chiroptera, Dermoptora, Edentata, Pholidota, Rodentia und Carnivora. Die bei den höheren Primaten zu beobachtende zunehmende Irregularität des Faltenmusters deutet auf eine fortschreitende Verminderung der Faltenfunktion. Bei mehreren sehr alten Rodentier-Familien beginnt die Rückbildung mit Faltenschwund im intermolaren Bereich, während sich die vorderen, antemolaren Falten, denen eine besondere Funktion beim Festhalten der Nahrung zukommt, am längsten halten. Völligen Faltenschwund zeigen einige Caviomorphen.

Sehr starke Unterschiede im Faltenmuster finden wir innerhalb der Chiroptera, und zwar sowohl bei den Microchiropteren als auch bei den Megachiropteren. Diese Unterschiede deuten auf lange isolierte Entwicklung hin. Sie bestätigen unsere Vorstellung, daß die Chiropteren im Alttertiär (oberste Kreide?) eine gewaltige Radiation erlebt haben, die dadurch ausgelöst und beschleunigt wurde, daß nach Ausbildung des aktiven Flugvermögens den Fledertieren der nächtliche Lebensraum mit vielen nichtbesetzten ökologischen Nischen zur Verfügung stand. Im Gegensatz dazu finden wir bei den Muriden, die erst in jüngster geologischer Zeit eine starke Radiation erlebten und sich über weite Gebiete der Alten Welt bis nach Australien ausbreiteten, noch eine auffallende Übereinstimmung des Gaumenfaltenmusters, das im übrigen weitgehend dem der als Stammgruppe anzusehenden, viel älteren Cricetiden gleicht.

6. Den Staffeltyp des Gaumenfaltenmusters zeigen folgende Ordnungen: Lagomorpha, Artiodactyla, Cetacea, Tubulidentata, Perissodactyla, Proboscidea und Hyracoidea; bei den Sirenia, die in die nähere Verwandtschaft der Proboscidea und Hyracoidea zu stellen sind („Paenungulata“) ist infolge der einseitigen hohen Spezialisierung ein Gaumenfaltenmuster kaum noch zu erkennen. Bei Proboscidiern findet man mindestens im jungen Embryonalstadium noch das Staffelmuster.

Die Cetaceen zeigen in ihren beiden Unterordnungen eine völlig entgegengesetzte Entwicklung. Bei den Bartenwalen (Mystacoceti) haben sich die Gaumenfalten zu Barten umgebildet, deren Zahl außerordentlich hoch sein kann und die dicht hintereinander gestaffelt sind. Sie dienen bekanntlich bei der Nahrungsaufnahme als Seihapparat. Die Zahnwale (Odontoceti) haben, wie oben schon erwähnt, sekundär wieder ein homodontes Gebiß entwickelt, und, soweit an Delphinen untersucht, ist das Gaumendach faltenfrei.

Am klarsten zeigen das Staffelmuster die Artiodactyla und Perissodactyla.

Daß die Lagomorphen, die höchstwahrscheinlich auf Condylarthren zurückgehen, ein Staffelmuster haben, dürfte allein schon Hinweis genug sein, daß sie stammesgeschichtlich nichts mit den Rodentiern zu tun haben.

7. Die Gaumenfalten sind nicht nur ein sehr urtümliches, sondern auch ein sehr konstantes Merkmal. Stärkere Differenzierungen, wie wir sie bei verschiedenen Ordnungen und innerhalb dieser bei Familien, gelegentlich auch bei Gattungen, finden, deuten auf eine sehr lange (im Alttertiär beginnende) Eigenentwicklung. So kann die Beachtung des Gaumenfaltenmusters für taxonomische und daher auch phylogenetische Untersuchungen von Bedeutung sein. Die sich in dieser Richtung abzeichnenden Ergebnisse entsprechen weitgehend den Vorstellungen, die die Untersuchungen an rezentem und fossilem Material über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Formen zueinander erbracht haben (vgl. die stammesgeschichtlichen Ausführungen und Schemata von Thenius 1969).

8. Alle den Primärtyp in der einfachen oder differenzierten Form zeigenden Ordnungen zweigen mehr oder weniger unmittelbar von kreidezeitlichen Protiosectivoren ab. Die Ordnungen mit dem einfachen oder differenzierten Staffeltyp gehen mit großer Wahrscheinlichkeit sämtlich zunächst auf Condylarthra zurück,

die ihrerseits zwar ebenfalls in der oberen Kreide von Protoinsectivoren abzweigen, aber offenbar bereits den Staffeltyp entwickelten, der nun bei den Condylarthren-Abkömmlingen in einfacher oder differenzierter Form erhalten geblieben ist (Abb. 159).

9. Eine gewisse individuelle Variation des Gaumenfaltenmusters kommt allenthalben vor, ist jedoch bei voll erhaltener Funktion relativ gering. Durch Einlagerung von Zwischenfalten kann es zu einer Vermehrung, durch Faltenwegfall, meist im hintersten Gaumenraum, zu einer Verminderung der Faltenzahl kommen. Die Variation ist um so höher, je höher die Faltenzahl und je stärker Reduktionserscheinungen hervortreten und damit die Faltenfunktion verschwindet (mangelnder Selektionsdruck), wie es z. B. die höheren Primaten zeigen. Weitere Untersuchungen sind erforderlich, um zu versuchen, auch feinsystematische Fragen mit Hilfe der Gaumenfalten zu lösen. Einige Beispiele sind in der Abhandlung genannt.

SUMMARY

1. Mammals have a secondary palate separating the respiratory channel from the food canal. This prevents respiration being hindered during feeding and mastication. The epithelial layer covering this hard palate shows transverse ridges (*rugae palatinae*) which presumably assist the tongue in keeping the bolus in place during mastication. In some forms they have special functions.

2. The palatal ridges, already present in the Monotremata, are certainly a very primitive mammal feature. The Monotremes were presumably derived from one of the ancestral Jurassic mammal groups and then developed further in isolation. Palatal ridges are also present in the Marsupialia and the Placentalia which were both derived from the Cretaceous Pantotheria. Further proof that the palatal ridges are a primitive feature is, that they are already present at a very early stage during the embryonic period. In most cases the palatal ridge pattern shows little variation during pre- and postnatal development.

3. The palatal ridges probably developed during the course of homiothermous evolution as the homodont reptilian teeth changed to the heterodont mammal type. The grinding function of the cheek teeth for better processing and utilisation of the food coupled with better assimilation. Seizing and holding the food remained the function of the teeth in the anterior part of the facial cranium, supported in this by the palatal ridges. Indirect proof for the supposition was found in several examined dolphin species. In a secondary process, the teeth here reverted back to the homodont seizing type and the palatal ridges are completely lacking. A similar development is beginning in the Pinnipedia.

4. About 530 species, extant literature references included, belonging to 117 families and representing every order, were available for the present research on palatal ridge patterns. Two basic structural patterns, a primary and an echelon type ("Staffeltyp"), may be distinguished. The simple, primary type has about 8 ridges, usually, somewhat convexely, forward orientated, crossing the palate. In the echelon type the more numerous ridges are in close succession, sometimes overlapping like tiles. Both types may differentiate in number, pattern, median interruption and varying evolutionary reduction of the ridges. The last factor is sometimes accompanied by the development of an asymmetrical pattern and ridge fusion, division and loss (i. a. in Primates).

5. The primary type is found, in its simple or differentiated form, in the following Orders: Monotremata, Marsupialia, Insectivora (Zalambdodonta, Insectivora, Macroscelidea), Tupaiiformes, Primates, Chiroptera, Dermoptera, Edentata, Pholidota, Rodentia and Carnivora.

The increasing irregularity of the ridge pattern in higher Primates indicates a progressive reduction of their function. In several very old rodent families reduction starts with ridge loss in the intermolar region, whereas the anterior, antemolar ridges, having a special function in holding the food, remain longest. Some Caviomorphs have no ridges at all. Important differences in the ridge pattern are found in the Chiroptera (both in the Micro- and the Megachiroptera). These differences indicate an isolated evolution during a long period of time. They confirm our impression that the Chiroptera showed an enormous radiation during the Paleocene (late Cretaceous?) which was triggered and accelerated by the fact that bats, having developed active flight powers, were now able to colonise the nocturnal living space, with its many unoccupied ecological niches. The Muridae on the other hand, which only radiated strongly in recent times, geologically speaking, and were able to spread over large areas of the Old World till Australia, show a remarkable similarity in their palatal ridge pattern, which basically resembles that of the ancestral, much older, Cricetidae.

6. The following Orders are of the echelon type: Lagomorpha, Artiodactyla, Cetacea, Tubulidentata, Perissodactyla, Proboscidea and Hyracoidea. In the Sirenia, which are closely related to the Proboscidea and Hyracoidea ("Paenungulata"), the palatal ridge pattern is practically indistinct due to their high specialisation. Proboscidea show the echelon pattern at least during the embryonic stage.

The Cetacea show an entirely different development in both suborders. In one, the Mysticeti, the palatal ridges have become transformed to whalebone. This is very closely set and serves, as is well known, as a strainer. As stated earlier, the toothed whales (Odontoceti) reverted back, in a secondary process, to the homodont denture and, as far as may be concluded from dolphin examination, the hard palate is ridgeless.

The Lagomorpha, which are related to the Artiodactyla and could be derived from the Condylarthra (Thenius 1969), are of the echelon type. This should be sufficient proof that they are in no way related, phylogenetically, to the Rodentia.

7. Palatal ridges are not only a very primitive but also a very constant feature. Stronger differentiations, as found in several orders and families or even genera, indicate very long (Paleocene) isolated development. Thus the consideration of the palatal ridge pattern can be useful in systematic and therefore also in phylogenetic research. The results becoming apparent here mostly accord with the concepts research, on recent and fossil material, as to the degree of affinity between the forms, has brought to light (cf. the phylogenetic explanations and models of Thenius).

8. All orders belonging to the simple or differentiated form of the primary type evolved more or less directly from cretaceous Protoinsectivora. Those orders which are of the simple or differentiated echelon type were probably all derived from the Condylarthra, which themselves evolved from the Protoinsectivora during the late Cretaceous but apparently already had the echelon type, which then remained, in its simple or differentiated form, in their descendants (Fig. 159).

9. Though variation is relatively minimal where the palatal ridge pattern is fully functional, some individual variation occurs everywhere. Intercalation of intermediate ridges may lead to an increase, the loss of ridges on the other hand,

usually in the posterior palatal region, to a decrease of the number of palatal ridges. Variation increases with higher ridge counts as well as with important reductions, accompanied by diminishing ridge function (failing selective pressure), as found in the higher Primates, for instance. Further research is necessary to attempt solving more specific systematic problems using the palatal ridges. Some examples are given in this treatise.

SCHRIFTENVERZEICHNIS

- Amtmann, E. (1966): Preliminary Identification Manual for African Mammals. 3. Rodentia: Sciuridae, Smithsonian Institution, Washington, 1—25.
- Andersen, K. (1912): Catalogue of the Chiroptera, Vol. I: Megachiroptera. London.
- Ardran, G. M., F. H. Kemp und W. D. L. Ride (1958): A radiographic analysis of mastication and swallowing in the domestic rabbit: *Oryctolagus cuniculus* (L.). Proc. Zool. Soc. London 130: 257—274.
- Cuvier, G. (1845): Leçons d'anatomie comparée, rec. et publ. par M. Duméril. Sec. édition, tome troisième.
- Dieterlen, F. (1976): Die afrikanische Muridengattung *Lophuromys* Peters 1874. Vergleiche an Hand neuer Daten zur Morphologie, Ökologie und Biologie. Stuttgarter Beiträge, Nr. 285.
- Eales, N. B. (1926): The anatomy of the head of a foetal African Elephant, *Elephas africanus*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 54: 491—552.
- Eisentraut, M. (1969): Das Gaumenfaltenmuster bei westafrikanischen Muriden. Zool. Jb. Syst., 96: 478—490.
- (1975-a): Das Gaumenfaltenmuster bei afrikanischen Sciuriden. Z. Säugetierk. 40: 133—141.
- (1975-b): Weiterer Beitrag zur Säugetierfauna von Kamerun. Bonner Zool. Beitr. 26: 76—93.
- Ellenberger, W. und H. Baum (1974): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 18. Aufl. Berlin, Heidelberg, New York.
- Fenton, M. B. und R. L. Peterson (1972): Further notes on *Tadarida russata* (Chiroptera, Molossidae — Africa). Canadian Journ. Zool. 50: 19—24.
- Fischer, E. (1943): Über die Form, den Verlauf und die Typeneinteilung der Gaumenleisten. Z. Morph. Anthrop., Erb- und Rassenbiologie 40: 367—372.
- Forbes, W. A. (1881): On some points in the anatomy of the Koala. Proc. Zool. Soc. London: 180—195.
- Frick, H. (1965): Probleme und Ergebnisse der vergleichenden Anatomie heute. Naturw. Rundschau 18: 227—237.
- Gegenbaur, C. (1878): Die Gaumenfalten des Menschen. Morph. Jb. 4: 573—583.
- Grzimek, B. (Herausgeber) (1967/72): Enzyklopädie des Tierreichs X—XIII (Grzimeks Tierleben).
- Gudernatsch, J. F. (1908): Zur Anatomie und Histologie des Verdauungstraktes von *Halicore dugong* Erxl. Morph. Jahrb. 37: 586—613.

- Harrison, A. (1888): The palatal rugae in man. Proc. Acad. Philadelphia: 254—272.
- Harrison, D. L. und N. Pendleton (1973): The palate and baculum of some funnel-eared bats (Chiroptera: Natalidae). Mammalia 37: 427—432.
- und — (1974): A second record of Wied's long-legged bat (*Macrophyllum macrophyllum* Schinz, 1821, Chiroptera: Phyllostomatidae) in El Salvador, with notes on the palate, reproduction and diet of the species. Mammalia 38: 689—693.
- Hill, W. C. O. (1955): Primates. Comparative anatomy and taxonomy. II — Haplorhini — Tarsioidea. Edinburgh.
- Kolenati, F. A. (1860): Monographie der europäischen Chiropteren. Jahresh. naturw. Sect. Mähr.-Schles. Ges. Ackerbau, Naturk., Landeskr.: 1—156.
- Kükenthal, W. (1893): Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren, I., II. Denkschr. Med.-Naturw. Ges. Jena, III: 1—448.
- Leche, W. (1887—1898): Bronns Klassen und Ordnungen des Thier-Reiches, Bd. 6, Abtlg. Säugetiere.
- von Lehmann, E. und H.-E. Schaefer (1975): Zur Sonderstellung der Zwergmaus (*Micromys minutus* Pallas, 1771) und der Bisamratte (*Ondatra zibeticus* Linné, 1766) im zoologischen System unter Berücksichtigung der Morphologie der Spermien. Z. Säugetierk. 40: 214—221.
- Linton, R. G. (1905): On the morphology of the mammalian Palatine Rugae. The Vet. Journ.: 220—252.
- Lönnberg, E. (1900): On the soft anatomy of the Musk-Ox (*Ovibos moschatus*). Proc. Zool. Soc. London: 142—167.
- (1901/02): Studies on Ruminants. II.: On the soft anatomy of *Connochaetes gnu* (Zimmermann). K. svenska Vetensk. Akad. Handl. 35: 48—49.
- Martin, R. D. (1966): Sind Spitzhörnchen wirklich Vorfahren der Affen? Umschau, Frankfurt/Main, Leipzig, 66: 437—438.
- Martin, W. (1836): Notes on the anatomy of the Koala. Proc. Zool. Soc. London: 109—113.
- Milne-Edwards, H. (1866): Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. T. 6. Paris.
- Mohr, E. (1954): Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer. Jena.
- Oppel, A. (1900): Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere, Teil III. Jena.
- Osgood, W. (1921): A monographic study of the american marsupial *Caenolestes*. Field. Mus. Nat. Hist. Zool. Chicago, 14: 1—162.
- Peters, W. (1880): Die Fledermäuse des Berliner Museums für Naturkunde. 18 Tafeln.
- Retzius, G. (1906): Die Gaumenleisten des Menschen und der Tiere. Biol. Unters., N. F. 13, Jena: 117—168.
- Robin, H. A. (1881): Recherches anatomiques sur les mammifères de l'ordre des Chiroptères. Ann. Sci. Nat. ser. Zool. 12: 1—180.
- Rosevear, D. R. (1969): The rodents of West Africa. London.

- Romer, A. S. (1971): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 3. Auflage. Hamburg u. Berlin.
- Rümmeler, H. (1938): Die Systematik und Verbreitung der Muriden Neuguineas. Mitt. Zool. Mus. Berlin 23: 1—296.
- Sanborn, C. C. (1952): Philippine Zoological Expedition 1946—1947. Mammals. Fieldiana Zool. 33: 87—158.
- Schultz, A. H. (1949): The palatine ridges of Primates. Carnegy Inst. Washington. Pub. 583, Contrib. Embryol. 33: 43—66.
- (1958): Palatine ridges; in Hofer, H., A. H. Schultz und D. Starck: Primatologia, Handbuch der Primatenkunde. Vol. III/1: 127—138.
- Schulze, F. E. (1912—1916): Die Erhebungen auf der Lippen- und Wangenschleimhaut der Säugetiere. I. Ruminantia: 510—521; II. Die Beuteltiergattung *Macropus* (Shaw): 384—395; III. Marsupialia: 43—65; IV. Rodentia duplicidentata: 779—786; V. Rodentia simplicidentata: 1223—1234. Sber. preuss. Akad. Wiss. Berlin.
- Simpson, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 85.
- Slijper, E. J. (1962): Riesen des Meeres. Eine Biologie der Wale und Delphine. Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- Sonntag, Ch. F. (1921 a): The comparative anatomy of the Koala (*Phascolarctos cinereus*) and Vulpine Phalanger (*Trichosurus vulpecula*). Proc. Zool. Soc. London II: 547—577.
- (1921 b): Contributions to the visceral anatomy and myology of the Marsupialia. Ebenda: 851—882.
- Starck, D. (1959): in Kükenenthal: Handbuch der Zoologie, Bd. 8, Lief. 22, Ontogenie und Entwicklungsphysiologie der Säugetiere. Berlin.
- (1974): Die Stellung der Hominiden im Rahmen der Säugetiere. In Evolution der Organismen, III. Stuttgart.
- Tate, G. H. (1936/37): Some muridae of the Indo-Australian region. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 72: 501—728.
- Thenius, E. (1969): in Kükenenthal: Handbuch der Zoologie, Bd. 8, Lief. 47/48, Stammesgeschichte der Säugetiere. Berlin.
- (1972): Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Eine historische Tiergeographie. Stuttgart.
- und H. Hafer (1960): Stammesgeschichte der Säugetiere. Eine Übersicht über Tatsachen und Probleme der Evolution der Säugetiere. Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- Thomas, O. (1904): On the Osteology and Systematic Position of the rare Madagasy bat *Myzopoda aurita*. Proc. Zool. Soc. London: 2—6.
- Tullberg, T. (1883): Bau und Entwicklung der Barten bei *Balaenoptera sibbaldii*. Nova Acta R. Soc. Scient. ups. Ser. III, 11: 1—36.
- (1893): Über einige Muriden aus Kamerun. Nov. Acta Soc. Upsala, Ser. III: 1—60.
- (1899): Über das System der Nagetiere, eine phylogenetische Studie. Acta Soc. Sci. Upsala.
- van Valen, L. (1966): Deltatheridia, a new order of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 132: 1—126.

- (1967): New paleocene Insectivores and insectivore classification. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 135: 217—284.
- Walker, E. P. (1964): Mammals of the world, I u. II. Baltimore.
- Weber, M. (19/28): Die Säugetiere I, II. Jena.
- Yoshiyuki, M. (1968): Notes on the Formosan tailless leaf-nosed bat, *Coelops frithi formosanus*. J. Mammalog. Soc. Japan, 4: 1—6.

QL
1
B716
SI

PHYSIOLOGY OF HIBERNATION AND RELATED LETHARGIC STATES IN MAMMALS AND BIRDS

by

PAUL RATHS (†) and ERWIN KULZER



DEDICATED TO PROF. DR. MARTIN EISENTRAUT IN CELEBRATION
OF HIS 75TH BIRTHDAY

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 9
1976

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSIINSTITUT
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den „Bonner Zoologischen Beiträgen“ zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten und Bestellungen sind an die Schriftleitung zu richten.

This series of monographs, published by the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in „Bonner Zoologische Beiträge“.

Correspondence concerning manuscripts for publication and purchase orders should be addressed to the editors.

L'Institut de Recherches Zoologiques et Muséum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les „Bonner Zoologische Beiträge“.

Toute correspondance concernant des manuscrits pour cette série ou des commandes doivent être adressées aux éditeurs.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 9, 1976

Preis 18 DM

Schriftleitung/Editor:

Dr. H. E. Wolters

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

Adenauerallee 150—164, 53 Bonn, Germany

Druck: Bonner Universitäts-Buchdruckerei



Fig. 1: Hazel-mouse (*Muscardinus avellanarius*) — one of the smallest hibernators.

PHYSIOLOGY OF HIBERNATION AND RELATED LETHARGIC STATES IN MAMMALS AND BIRDS

by

PAUL RATHS (†) and ERWIN KULZER

DEDICATED TO PROF. DR. MARTIN EISENTRAUT IN CELEBRATION
OF HIS 75TH BIRTHDAY

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 9
1976

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

Prof. Dr. Paul Rath
died in September 1976 from a tragic accident.

His German colleagues
lost an excellent physiologist
and naturalist.

Contents

I. Introduction	5
II. Mineral and Water Metabolism	9
III. Heart and Circulation	14
IV. Nutrition and Digestion	20
V. Respiration and Blood Gases	24
VI. Energy Metabolism	28
VII. Anabolism	37
VIII. Hormones	41
IX. Temperature Regulation	45
X. Function of Sense Organs	56
XI. Biological Rhythms	57
References	64

I. Introduction

Since the first comprehensive reviews on hibernation by Lyman and Chatfield (1955), Eisentraut (1956) and Herter (1956), many monographs and symposia have been published dealing with torpid states (Bligh 1973, Fisher et al. 1967 a, Hensel et al. 1973, Hoffmann 1964 b, Hudson and Bartholomew 1964, Hudson et al. 1972, Jansky and Musacchia 1974 a, Johansson and Senturia 1972 a, Kalabukov 1956, 1969, Kayser 1957, 1961, Lyman 1961, Lyman and Dawe 1960, Musacchia and Saunders 1969, Rath 1975, Shtark 1965, Slonim 1971, Smith et al. 1972, South et al. 1971, 1972 a, Suomalainen 1964, Swan 1974). Nevertheless, the problem of "lethargy" is far from being solved. The more important unsettled questions are concerned with biochemical functions and central nervous system controls.

The various lethargies can be subdivided into yearly or daily lethargies. To the former belong hibernation (Winterschlaf), aestivation (Sommerschlaf) and winter sleep (Winterruhe) of bears; to the latter belong the day and night sleep lethargies (Tages- und Nachtschlaf-Lethargie). The lowering of body temperature always takes place spontaneously, thus clearly distinguishing it from forced hypothermia (Kayser 1960). Arousal is always possible without external rewarming. A direct transition from aestivation to hibernation is possible (Kalabukov 1956) and in many respects these two lethargies are not distinguishable from each other (Bartholomew and Hudson 1960, Bartholomew and MacMillen 1961). There are also transitions from daily lethargy to hibernation (Eisentraut 1934, 1956, Kulzer et al. 1970, Scholl 1974). The close relationship between them is indicated also by their occurrence in related animal species.

The term hibernation season is defined as the annual season in which the animals remain in hibernation. A series of days of uninterrupted torpor is called a "bout". It alternates with days of wakefulness. Hibernation and aestivation in poikilotherms and also artificial hypothermias which are in some cases similar to true torpor, for example magnesium-insulin hypothermia (Giaja 1940) and helium-hypothermia (Musacchia et al. 1971 b, Volkert and Musacchia 1970), are not discussed here in detail.

Distribution: Hibernation is found at least in 6 orders of mammals (Eisentraut 1956, Hensel et al. 1973, Herter 1956, Kayser 1961). Within a superfamily, family, genus or even within a species, one can frequently find different states of lethargy in close relatives. Of course, there are also related species without the capacity for torpor. A complete list would fill several pages. Therefore only the most important examples are given here.

Daily torpor and hibernation are described in the Monotremata (echidna) (Allison and Twyver 1972, Auger et al. 1970) and in several species of Marsupialia (Eisentraut 1956, Hensel et al. 1973, Kayser 1961, Rath 1975).



Fig. 2: Common dormouse (*Glis glis*) in natural hibernation. Note the ball-like position.



Fig. 3: A group of hibernating bats (*Myotis myotis*) in a cave.

Among the rodents, e. g. ground squirrels and marmots, all types of lethargy as well as the largest number of "sleeping" species can be found (Bartholomew and MacMillen 1961, Cade 1964, Hudson 1964 a, 1967, Hudson et al. 1972, Johansen and Krog 1959, MacMillen 1965, Morrison and Ryser 1962 a, 1962 b). Hibernation and/or daily lethargy occurs in bats (Chiroptera) (Eisentraut 1956); hibernation and/or aestivation in hedgehogs (Insectivora) (Herter 1964 a, b), hibernation or aestivation and daily torpor in tenrecs from Madagascar (Eisentraut 1955, Herter 1962, 1964 a, Hildwein 1970, Hildwein and Kayser 1970, Scholl 1974). Bears were observed in winter sleep with body temperatures near 31°C . Skunks and raccoons (Carnivora) probably do not enter a lethargic state (Folk et al. 1968). Torpor was also observed in several prosimians from Madagascar (Eisentraut 1956, 1961, Kayser 1961).



Fig. 4: The bat *Myotis myotis* in deep hibernation covered with water droplets (rel. humidity in the cave 95 %).

Daily periods of torpor have been found in several related bird families (Dawson and Hudson 1970), such as hummingbirds (Trochilidae), swifts (Apodidae) and nightjars (Caprimulgidae). Torpor was also described in different species of true swifts (Apodinae), in mousebirds (*Colius striatus*), Inca doves, turkey vultures, blackbirds (Lewies and Dyer 1969) and several other species. Spontaneous arousal is possible even at low ambient temperatures (Peiponen 1966). Nestlings enter the lethargic state more easily than adults (Dyer 1968, Koskimies 1948).

The distribution of lethargy in closely related species, genera and families indicates a **common phylogenetic** origin of torpor within the related forms. On the other hand, the existence of torpor in non-related orders indicates a **polyphyletic** evolution. Further, the absence of lethargy in closely related species argues against the interpretation of torpor as a primitive character, but suggests that it may be an adaptive "advance" in the evolution of temperature regulation, thereby allowing the species better to survive periods of fasting, to populate arid and hot regions (ground squirrels: Hudson 1969, Hudson et al. 1972; tenrecs: Kulzer and Koch 1976) and to migrate into temperate and cold climatic zones (bats: Kulzer 1965). Finally, this adaptation enables the very small species (hummingbirds, bats, birchmice) to survive during cool nights or cold periods by suppressing the enormous thermoregulatory requirements and so reducing the food requirements.



Fig. 5: The European hedgehog (*Erinaceus europaeus*) in its winter shelter.

As a consequence of the polyphyletic evolution of torpor, the various criteria of torpor may have different underlying biochemical mechanisms. This may lead to apparent contradictions. Further, body temperature, ambient temperature and the length of lethargic bouts play distinct roles, although, precise information on these is often absent in the literature. The same is true both for the prehibernatory thermal adaptation and for the time of the annual season. In the same species hibernation in January shows different physiological parameters from that in April.

Abbreviations: T_a ambient temperature

T_b body temperature, core temperature

T_i incubation temperature

II. Mineral and Water Metabolism

To maintain nervous excitability and efficiency of organs during torpor, the intra- and extracellular **ionic conditions** must be maintained or certain adaptive re-adjustments of mineral and water metabolism must take place (Fisher and Manery 1967, Willis et al. 1972).

Sodium and Potassium: Isolated tissues from heart (with the exception of *Peromyscus*, Hudson and Eller 1974), diaphragm (Willis 1962), neocortex, brainstem (Bowler and Duncan 1969, Saarikoski 1968, 1969, 1970 a, 1970 b), kidney (Bidet et al. 1965) and erythrocytes (Kimzey and Willis 1971 a, 1971 b) from awake hibernators have a substantially greater resistance to cold swelling (Na^+ and H_2O -influx and loss of K^+) than have rats and guinea-pigs. Further, the disposition to hibernate, and the torporous state itself, raise the resistance of tissue (Fang 1971, Willis 1968, Willis et al. 1971). In this decrease in sensitivity to cold, the Na-K-ATPase plays a definite role. On the other hand, several enzymes of kidney tissue (acetylcholinesterase, acid and alkaline phosphatase, NADH-diaphorase) do not adapt (Fang 1971, Willis 1966, 1967, Willis et al. 1972). Willis suggests that the greater effectiveness of the Na-K-pump in hibernators is related to a direct coupling between oxydation and the transport of ions.

Investigations *in situ* in hibernators to some extent show different results from above. **Artificial hypothermia** leads to a tissue swelling (Brendel et al. 1966, Rath 1962) and to a rise in permeability of the blood-brain barrier (Wells 1972). An interpretation of the hibernation syndrome is very difficult owing to this disagreement. The Na-concentration in plasma and serum shows no definite changes during torpor (Denyes and Hassett 1960, Edwards and Munday 1974, Hoo-Paris and Garcin 1970, Moy 1971, Nelson et al. 1973, Pengelley et al. 1971, Rath 1964, Soivio and Kristofferson 1974). In only a few cases was a rise observed (Ambid 1975, Clausen and Storesund 1971, Rath 1962, Zatzman and South 1972).

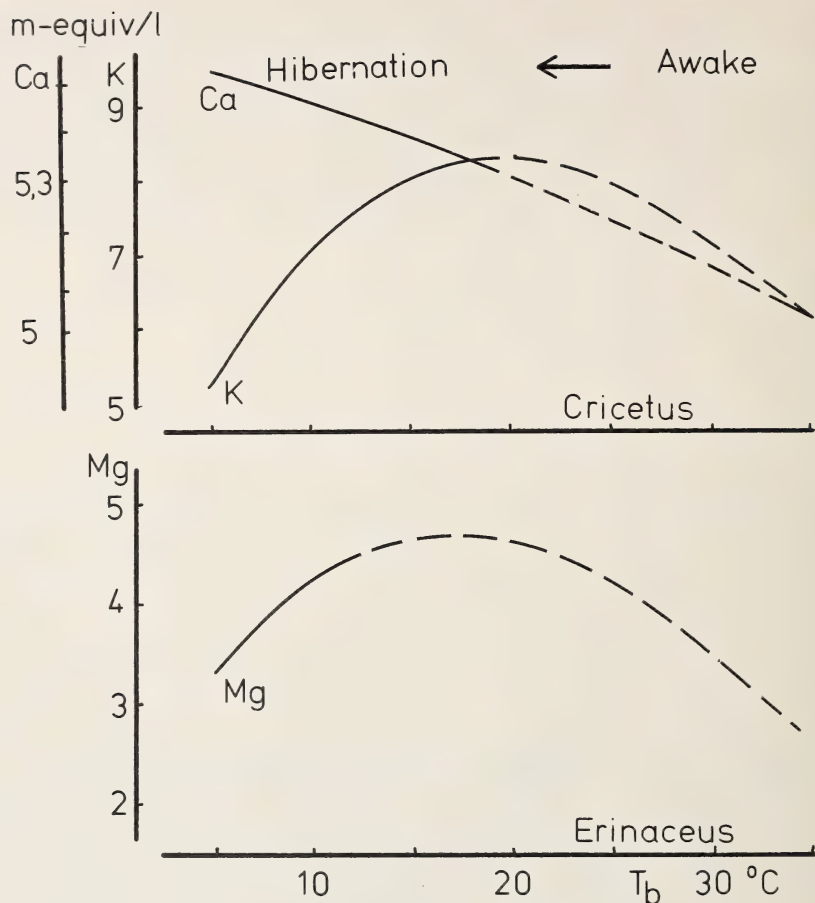


Fig. 6: Serum calcium and potassium concentrations at various body temperatures in the European hamster. Below, plasma magnesium concentration in the hedgehog (average curves). From Raths (1962), Edwards and Munday (1974).

During hibernation, the Na-concentration of different tissues either shows no changes at all (Clausen and Storesund 1971, Vysochina 1971, Willis et al. 1971) or a decrease. Unfortunately it is not exactly known at what T_b and under which conditions, even in hibernation, can a Na-inflow take place. Generally, these findings argue for the functioning of the Na-pump during hibernation. It seems that there is no dependence on T_b .

The **K-concentration** in the blood during hibernation can be unchanged (Moy 1971, Nelson et al. 1973, Pengelley et al. 1971, Riedesel 1960, Zatzman and South 1972) or increased (Clausen and Storesund 1971, Eliassen 1963, Hoo-Paris and Carcin 1970, Tempel and Musacchia 1975) or decreased

(Ferdmann and Feinschmidt 1934, Riedesel 1960, Soivio and Kristoffersson 1974). It is possible that immediately after the "switch over" from the awake state to hibernation, a common poikilostatic phase with a K-rise takes place. As soon as T_b is lowered (17° — 12° C) the K-concentration will be readjusted to its normal level (Raths 1962, 1964, Edwards and Munday 1974).

The tissue K-concentration in heart, muscle, brain, liver and the cortical zone of the kidney during hibernation is unchanged or even increased (Clausen and Storesund 1971, Tempel and Musacchia 1975, Vysochina 1971). But not all tissues act in the same way: muscle, skin and erythrocytes may lose K (Andrus et al. 1965, Vysochina 1971, Willis et al. 1971). Probably several tissues, especially in the kidney, take up ions passed out of other tissues. After arousal, the K-concentration in the blood and the cells is again normal (Kimzey and Willis 1971 a, Raths 1962, Willis et al. 1971). Raised blood K-values may be caused by K-exit from muscles during shivering.

Magnesium: In artificial hypothermia, Mg-ions like K-ions leave the cells and enter the blood (Mendler et al. 1972 a). In hibernation also a strong rise of the Mg-concentration in the blood was observed in many species (Clausen and Storesund 1971, Raths 1964, Soivio and Kristoffersson 1974). In a few cases, the level remained constant or was even lowered (Edwards and Munday 1974, Raths 1964). The Mg-rise has been implicated as a major factor in the initiation of hibernation (Riedesel 1960, Suomalainen 1939).

But the elevated serum magnesium is not only a characteristic of hibernation per se, but it is also found in homeotherms during hypothermia and cold acclimatization (Pengelley and Chaffee 1966, Suomalainen et al. 1969). The magnesium level may even return to normal at very low T_b (Edwards and Munday 1974). Finally Pengelley et al. (1971) found by aortic cannulation which makes it possible to sample blood of a hibernating animal (*Citellus lateralis*) in a way that does not cause arousal, that the concentrations of all plasma electrolytes remain constant even during long periods of torpor until the next arousal.

Calcium: During hibernation, bones and teeth loose Ca (Bruce and Wiebers 1970, Ferren et al. 1971, Mayer, W. V. 1960, Kayser et al. 1964) which is deposited in skin, liver, muscles, fat, heart and brain. The loss of mineral from bone is also reflected by an increased loss of phosphate in the urine during the hibernation period. Simultaneously, the Ca-level in blood increases (Ferdmann and Feinschmidt 1934, Hoo-Paris and Garcin 1970, Raths 1962, 1964, Soivio and Kristoffersson 1974). In some cases, blood-Ca either remained constant or fell (Kayser 1961, Raths 1962, Riedesel 1960). The Ca-mobilization during hibernation can be explained as

an increased function of the parathyroid gland (stimulating osteoclastic activity) and the lowered activity of the C-cells.

Water compartments: In hibernating bats under normal environmental conditions, the total body water content either does not change or increases a little (Kallen 1964, Krulin and Sealander 1972). The ability to hibernate is lost after water deprivation or dehydration (Kallen 1964, Pirlot 1968). In all the smaller hibernating species, there is the danger of dehydration during torpor (Kayser 1961). Lack of water may be an important cue for lethargy and aestivation (Bintz et al. 1971, Isaakjan and Felberbaum 1954, MacMillen 1965), especially in those species which have no resistance against water loss (Riedesel 1960). Many investigators give their experimental animals only dry food, to accelerate onset of hibernation.

It is quite certain that during hibernation there are water movements between the different body compartments and between the organs. For example, the intracellular space shrinks in the hibernating golden hamster and in the thirteen-lined ground squirrel (Folk and Farrand 1957), while it increases in the hedgehog (Clausen and Storesund 1971). In many cases, uptake of water occurs in the liver (Kayser 1961, Kristoffersson et al. 1965) while muscles lose water (Clausen and Storesund 1971, Eliassen and Egsbaek 1963, Kristoffersson et al. 1965). The findings in other organs are very contradictory (Belskaya and Khachatryan 1971, Luyet 1964, Platner et al. 1972, Willis 1962). All results indicating hemoconcentration — for example, the increase of specific weight (Hock 1964), protein content, hematocrit (Eliassen and Egsbaek 1963), RBC, Hb-values, and viscosity (Nelson et al. 1973) must not be interpreted unconditionally to indicate dehydration of the blood. Changes in protein metabolism, erythropoiesis, and the conditions of circulation come into play. Frequently, hemodilution during torpor was described (Hock 1964, Riedesel 1960).

The dehydration of the body is prevented by suppression of urine formation during hibernation. Further, in the "winter-sleeping" black bear (Nelson et al. 1973), and possibly in the hibernating marmot (Zatzman and South 1975) a water reabsorption from the bladder is discussed. In the ground squirrel (*Citellus erythrogenys*), protection against dehydration by an increase in hyaluronidase activity in the intestine is supposed by Belskaya and Khachatryan (1971).

Kidney function: During hibernation and during winter sleep, micturition does not take place (Folk 1967), though during the prehibernatory phase, the kidney weight as well as mitotic activity, DNA- and N-content and activity of oxydizing enzymes increase (Denyes and Hassett 1960, Senturia and Johansson 1972), so that theoretically the production of urine seems possible. Published results show that relative to the level under normo-thermic conditions the urine production is strongly reduced to 3 %—20 % in

the lethargic hedgehog (Clausen 1964), 10 % in the thirteen-lined ground squirrel (Hong 1957) and the marmot (Zatzman and South 1975), 1 % in bats (Kallen and Kanthor 1967) and 5 % in the bear (Nelson et al. 1973). Hibernation leads to a decrease in the glomerular filtration rate, with a greater fall in plasma flow than filtration rate. The filtration fraction may be almost doubled. This is the result of an increase in renal vascular resistance during torpor (Brown et al. 1971, Zatzman and South 1972). Surprisingly in marmots inulin clearance decreases until the 5th or 6th day of torpor (Zatzman and South 1975). Histological studies and investigations on urine composition in different species have supported these results (Amon et al. 1965, Herzog 1964, Petry et al. 1964, Zimny and Levy 1971).

During hibernation, the activity of the antidiuretic hormone is reduced. The counter-current system therefore is inefficient (Lesser et al. 1970, Moy et al. 1972) and the urine is diluted (Clausen 1964, Clausen and Storesund 1971, Eliassen 1963, Ferdmann and Feinschmidt 1934, Kristoffersson 1965, Tempel and Musacchia 1975), exceptionally so in marmots, bears and golden hamsters (Zatzman and South 1975, Brown et al. 1971, Denyes and Hassett 1960). The excretion of Mg, Ca and phosphate is markedly increased (Bruce and Wiebers 1970, Kayser and Haug 1968), probably as a result of the increased concentration in the blood. In contrast, the excretion of acids and ammonia is reduced during torpor (Ferdmann and Feinschmidt 1934, Hong 1957). The hibernation-acidosis therefore is not counter-balanced by the kidney, but is probably "intended" by the animal.

A change in tubular function may be inferred from the absence of Mg-ATPase and the increase of Ca-ATPase in the basal lamella as well as from the higher activity of Mg-ATPase in the tubular Golgi-zones (Rosenbaum and Melman 1964). The increase in K-excretion, as compared to Na (Eliassen 1963) is probably correlated with a decrease in cold sensitivity of the Na-K-ATPase. It is also worth mentioning that the juxtaglomerular apparatus shows an increased secretion of renin (Brown et al. 1971, Slonim 1971, Zimny and Levy 1971). That is accompanied by histological changes indicating activation of the zona glomerulosa of the adrenal gland during hibernation.

During the arousal process, urine production ceases totally for a while as a consequence of abdominal vasoconstriction (Lesser et al. 1970, Moy et al. 1972) but between T_b of 23—31° C — after removal of the constriction — urine production returns to normal (Moy 1971). Thereby the counter-current system becomes effective again.

Summary: In spite of the decreased kidney function, during hibernation adaptive and regulatory changes in enzymes and stabilization of mineral and water metabolism take place. These factors maintain a constant level of serum-Na, and account for a return of serum-K to normal after an initial increase, and for an increase of serum-Ca and -Mg.

III. Heart and Circulation

Electrophysiology of the heart: Several comprehensive articles and reviews on electrical changes in the heart of hibernators have been published (Dawe and Landau 1960, Johansson 1967, Lyman 1965, Nardone 1955, Sarajas 1954). In contrast to other mammals, the excitability and the membrane resting and action potentials from heart tissue of hibernators can be influenced only a little by low temperatures (Marshall and Willis 1962). Hibernation raises the resistance against cold even further (Jacobs and South 1976). Resistance against lowering of pH (Souhrada and Bullard 1971) and against ventricular fibrillation (Johansson 1963) appear to be additional distinctive features of the hibernating heart.

The peculiarities of the ECG consist of a very short ST-segment (Johansson 1967) and a relatively small temperature dependence for the time of repolarization. Often reported are a notched R-wave, a left bundle branch block and an atrioventricular dissociation, even in lethargic hummingbirds (Lasiewski 1964). However these changes are probably signs of the beginning of arousal (Lyman 1965).

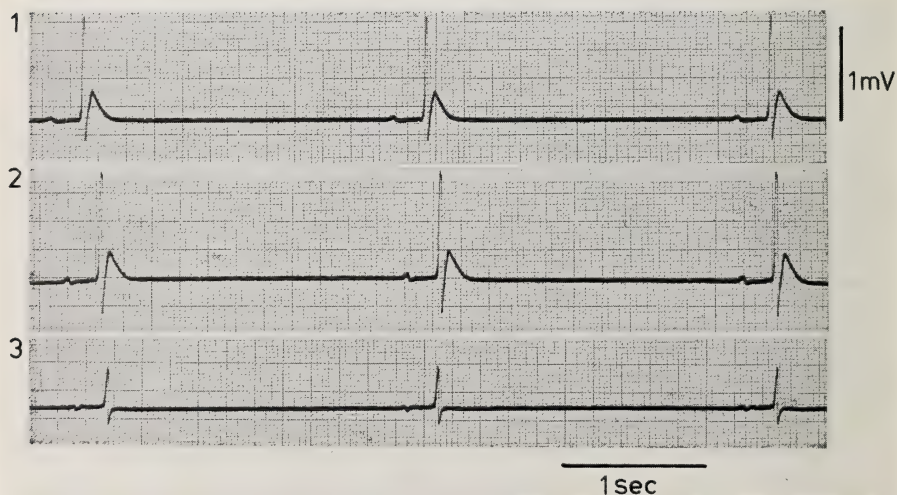


Fig. 7: *Myotis myotis* ECG during deep hibernation; T_b 8.7°C , lead I, II, III (Kulzer 1967).

Mechanical properties of the heart: A comparison of heartmuscle strips from non-hibernating and hibernating mammals show that the tension production is less temperature dependent in hibernators, probably as a consequence of the special characteristics of the "active state" (defined as the force which can be developed by the contractile element remaining at a constant length). Likewise, the strength of the cardiac contraction of an

electrically driven heart is larger in hibernators (Alpert et al. 1972, Hudson and Eller 1974, Smith and Katzung 1966, South and Jacobs 1973). In the lethargic marmot, there is a reciprocal relation between T_b and stroke volume. In spite of this, the cardiac output during hibernation drops as a result of the decreasing frequency to one tenth of the normal value (South and Jacobs 1973). Certainly, the rise of the stroke volume plays a role in preventing an extreme drop in blood pressure. The "grouped beats" in hibernating marmots can be interpreted in the same way. They probably originate as oscillatory "reverberations" of each first real cardiac contraction (Armour et al. 1974). This may be the result of a rise in the sympathetic tone and an increase of blood-Ca during lowering of T_b . A Ca-influx into the cardiac muscle cells along the transverse tubules may be possible even in hibernation.

Heart rate: Isolated hearts from hibernators cease to beat between -5° and $+7^\circ$ C (Hudson 1971, Hudson and Eller 1974, Lyman 1965). In a narcotized bear the heart stopped at 16° C after ventricular fibrillation (Folk et al. 1965). Heart rate/temperature curves in isolated hearts (Hudson 1971, Senturia et al. 1970) and isolated cardiac muscle cells (Andrus 1969, Lyman and Jarow 1971) of hibernating mammals have been derived several times. Only in few cases do these curves fit the Arrhenius equation over the whole temperature range. Also, the decrease in activation energy during hibernation not always occurs.

The sympathetic tone drops before the onset of hibernation, while the vagal tone is increased. Therefore in autumn, the mean heart rate of the normothermic ground squirrel decreases and the heart of the hedgehog becomes arrhythmic. Although dominated by the parasympathetic component, fluctuations in tone of the autonomic nervous system become extremely high during the onset of the diurnal lethargy and hibernation (Kulzer 1967, Lyman 1965). Therefore, during decreasing T_b and decreasing mean heart rate, phases of brady- and tachycardia alternate, and the so-called "step phenomenon" appears (Lyman 1965, Lyman and O'Brien 1964, Morhardt 1970, Strumwasser 1960) and ventricular force changes frequently (Armour et al. 1974). However, the vagal nerve loses its effectiveness between T_b of 9° — 12° C (Biewald and Raths 1959, Biewald 1974). In isolated hearts the negative chronotropic response to acetylcholine is lost at 10° C T_i (the negative inotropic response is already lost below 20° C T_i) (Turpayev 1948). It is certain that the blockage of the vagal inhibitory effect is not caused by the loss of nerve conduction or the loss of excitability, but perhaps by a disturbance of the coupling mechanism (Biewald 1967 a, Biewald and Raths 1967). With respect to the increased serum-Ca during hibernation, it should be mentioned that the vagal mechanism of the isolated rabbit heart becomes ineffective as a result of an elevation of the external Ca (Nilius 1973). In agreement with this hypothesis is the fact that the activity of the cholinesterase in the hibernating heart and in other tissues is, in general, not

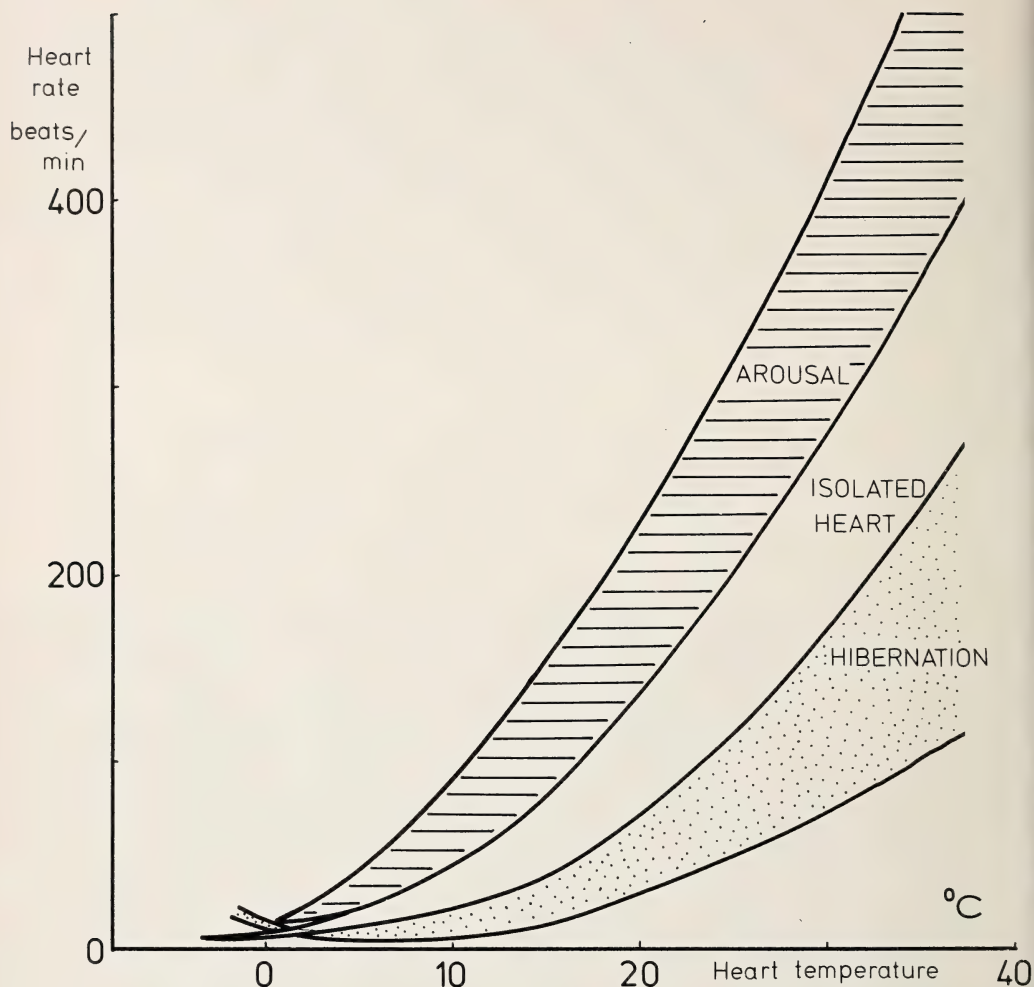


Fig. 8: General dependence of heart rate on the heart temperature in hibernators including following species: *Citellus tridecemlineatus*, *C. tereticaudus*, *C. mohavensis*, *C. mexicanus*, *C. beecheyi*, *Tamias striatus*, *Marmota monax*, *Mesocricetus auratus*, *Cricetus cricetus*, *Myotis myotis*, *M. lucifugus*, *Erinaceus europaeus* (adapted from many authors).

diminished (Lyman and O'Brien 1969, Zimny 1964) and its temperature dependence is amazingly low.

All authors agree that during hibernation there is not a strong correlation between T_b and heart rate (Kayser 1961, Kristoffersson and Soivio 1964, Kulzer 1967, Lasiewski 1964, Nardone 1955). If the vagal nerve is blocked, changes in heart rate and force, in spite of a constant T_b , can only be the

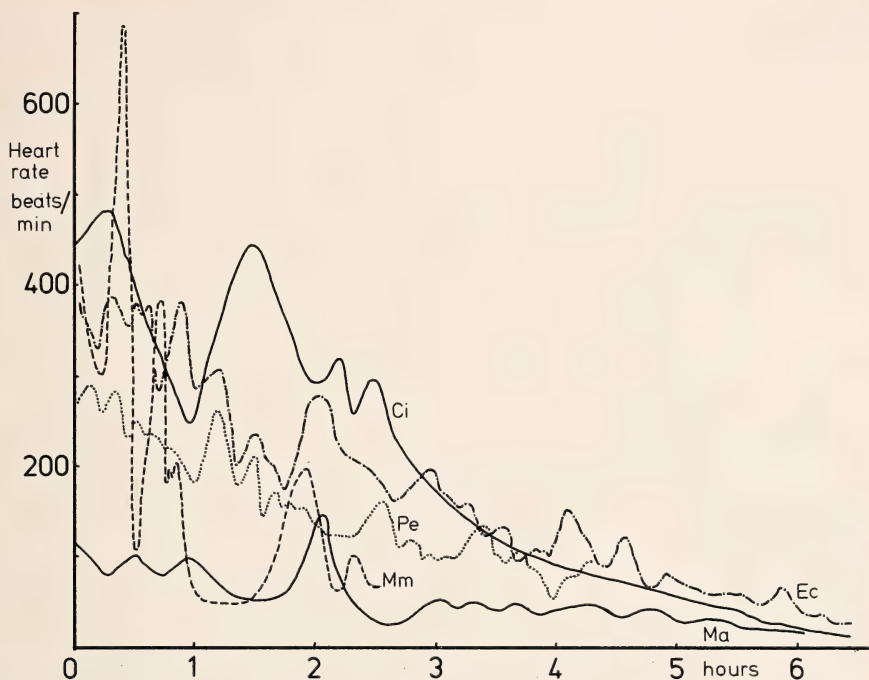


Fig. 9: Heart rate during entrance into torpor. Ma = *Marmota monax*, hibern., T_a 5° C (Lyman 1958), Ci = *Citellus tridecemlineatus*, hibern., T_a 5° C (Lyman and O'Brien 1960), Pe = *Perognathus hispidus*, daily torpor, T_a 11° C (Wang and Hudson 1970), Ec = *Echinops teliairi*, daily torpor, T_a 20° C (Scholl 1974), Mm = *Myotis myotis*, hibern., T_a 10° C (Kulzer 1967).

result of sympathetic (regulative) influences. In an extreme case during cold stress in hibernation, a negative correlation between T_b and heart rate may emerge (Davis 1970, Kayser 1961). Thus a reflex acceleration of heart rate during hibernation is possible (Armour et al. 1974, Kristoffersson and Soivio 1964, Lyman 1965). The isolated heart of *Citellus* reacts to adrenaline even at a T_i of 4° C with a very strong positive inotropic effect (Turpayev 1948). Arousal from hibernation and from daily lethargy leads to a powerful sympathetic activation of the heart (Lyman 1965, Morhardt 1970), so that at first cardiac output and later heart rate increase (Kirkebö 1968). In species with very small body weight, extremely high heart rates were recorded (Bullard 1964, Kulzer 1967, Lasiewski et al. 1967, Rauch 1973).

Microanatomy of the heart: It is possible that some special properties of the hibernating heart depend on special structures within the cells. Such differences — in comparison to normothermic conditions — may result in a tighter integration at the structural level, by storage of granules and by an enlargement of the Golgi apparatus (Poche 1959, Rosenqvist 1970). This

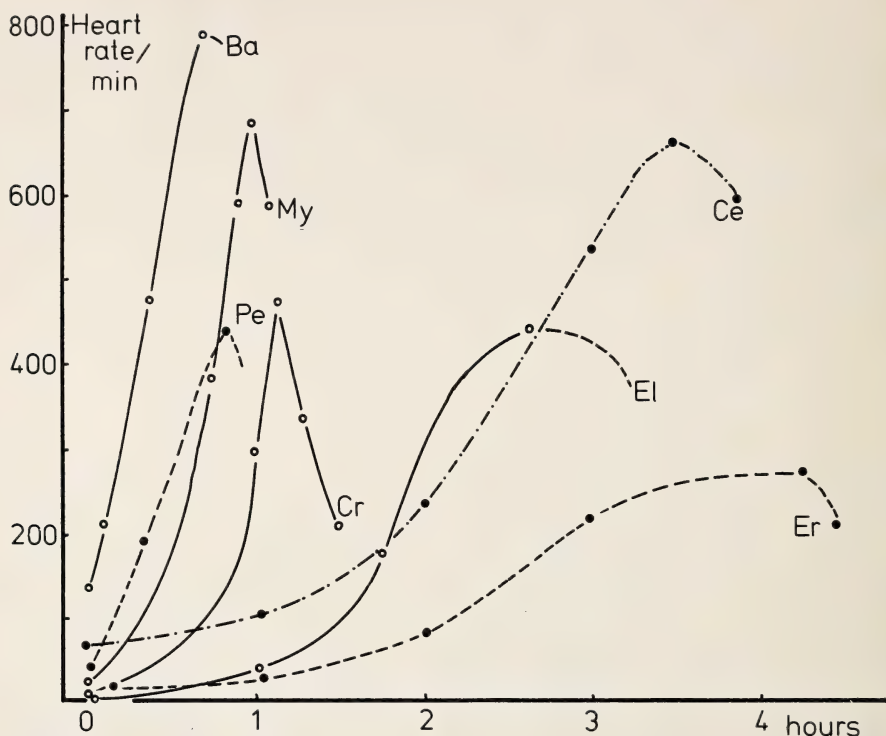


Fig. 10: Heart rate during arousal from torpor. Ba = *Baiomys taylori*, daily torpor (Hudson 1965), My = *Myotis myotis*, hibern. (Mejsnar and Jansky 1970), Pe = *Peromyscus hispidus*, daily torpor (Wang and Hudson 1970), Cr = *Cricetus cricetus* (Raths, not publ.), Ce = *Cercaertus nanus*, hibern. (Bartholomew and Hudson 1962), El = *Eliomys quercinus*, hibern. (Pajunen 1970), Er = *Erinaceus europaeus*, hibern. (Kirkebö 1968).

could result in a better Ca-absorption by the cells with the already mentioned consequences. According to other authors, however, such differences do not exist (Aloia and Pengelley 1971, Belov and Semenova 1971) or if they do, they are the result of degeneration of the tissues.

During torpor and in the normothermic state, the adrenergic innervation of the heart, as well as the concentration of noradrenaline, correspond to normal mammalian standards (Angelakos et al. 1971, Lew and Quay 1973). But the sympathetic innervation of the cardiac vascular system may be more dense, to the disadvantage of the muscle cells (Nielsen and Owman 1968). Further studies on enzyme activity have shown seasonal variations in the formation and the concentration of noradrenaline in the hedgehog heart (Johansson and Senturia 1972 a), which are in agreement with the diminished turnover rates in winter (Draskoczy and Lyman 1967). However,

such alterations probably are not responsible for the lethargic heart function, since, especially in the hedgehog, an artificial insulin- or magnesium-hypothermia can be maintained several days without heart failure (Kayser 1961).

Peripheral circulation. During onset of hibernation, the vessels of the skin dilate (Chew et al. 1967, Strumwasser 1959 a), but in general, a uniform distribution of blood in the organism is maintained. Only the heart and the brown adipose tissue receive more blood per unit body weight (Bullard 1964, Soivio 1967, Wells 1971). At very low T_b , these two organs are prob-

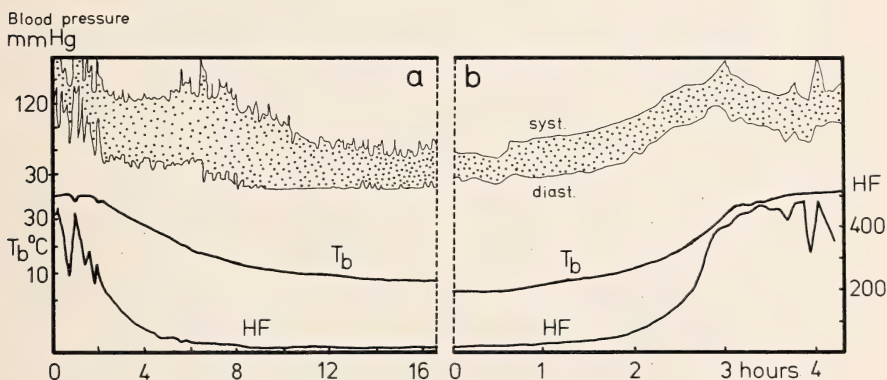


Fig. 11: Change in the aortic blood pressure, T_b and heart rate during entrance into hibernation (a) and arousal (b) in *Citellus tridecemlineatus*. Adapted from Lyman and O'Brien (1960). HF = heart rate (beats/min), T_b = heart temperature.

ably of thermoregulatory importance. Owing to the decreasing heart rate, the dilation of blood vessels and of the storage of blood in the spleen (Elgjo and Eliassen 1963, Kallen 1960, Popovic 1964, Spurrier and Dawe 1973) and in the large veins (Eliassen and Egsbaek 1963), the blood pressure in the aorta drops to a systolic of 40—90 torr and a diastolic of 7—40 torr (Kirkebø 1968, Lyman 1965). During deep hibernation, the vascular tone is regulated by the sympathetic system (Lyman 1965, Strumwasser 1959 b), so that, on the whole, the tone increases and no extreme lethal drop of pressure occurs (Lyman and O'Brien 1963, 1964). Further influences on blood pressure arise from the altered extensibility of the large vessels (Kirkebø 1968) and from the alterations of blood viscosity (Halikas and Bowers 1973, Spurrier and Dawe 1973).

During arousal from hibernation, the blood flow decreases in the skin, in many skeletal muscles, in the posterior viscera, in the tail and in the tongue (Bullard 1964, Lyman 1965, Soivio 1967, Wells 1971), so that the thermal conductance decreases (Chew et al. 1967). Simultaneously, the

blood flow rises in the brown fat, the myocardium, the thyroid gland and in various muscles of the anterior body (Johansen 1961, Rauch 1973, Soivio 1967, Wells 1971), so that rewarming of the brain and the thoracic viscera is accelerated. During arousal from aestivation, this redistribution of blood may be absent (Bartholomew and Hudson 1960). The restricted flow of peripheral blood is certainly the result of a sympathetic vasoconstriction (β -receptor excitation) (Kirkebö 1968, Lyman 1965). However, it is not evident why the vasoconstriction suddenly ceases at a head temperature of about 30° C, and why it can only be re-established for short periods by noradrenaline (Lyman 1965, Lyman and O'Brien 1963). At the beginning of arousal, the aortic pressure and the peripheral resistance drop for about 10—20 minutes (Kirkebö 1968), probably as a result of vascular dilation in several organs. Probably for the same reason, an increase in blood pressure appears more slowly than an acceleration of heart rate, in spite of a mobilization of additional blood from storage sites (Soivio 1967).

Summary: There are several hypotheses to account for the special properties of the hibernating heart, but no conclusive theory. During entrance into lethargy, the heart is controlled by the vagal-sympathetic system. During deep hibernation control is exclusively by the sympathetic component. Control of the peripheral circulation during deep hibernation and arousal is maintained by sympathetic activity.

IV. Nutrition and Digestion

Amount of food and body weight: Hoarding of food, hyperphagia and storage of fat are typical indicators of the preparation for hibernation. From their behaviour, one can distinguish "obligate" hibernators (for example *Perognathus*) and "seasonal" hibernators (for example *Citellus*). These two groups, with little or no food storage, contrast with the "permissive" hibernators (for example *Cricetus*), which store food on a large scale (Hoffman 1964 b). Bats neither show real hyperphagia, nor store food, but become very fat (Ewing et al. 1970). During the hibernation season, even in the awake state, the food intake is very small, so that in all species there is a large decrease (about 30%) in body weight (Kayser 1961, Kristoffersson and Suomalainen 1964, Mletzko and Rath 1972 a, Morrison 1960, Pengelley and Chaffee 1966, Senturia and Johansson 1972).

In hibernators, the hypothalamus is involved in the regulation of food intake (Mrosovsky 1971, 1974 a, b, 1975, Rath and Bohn 1975, Satinoff 1970). Mrosovsky has developed a hypothesis about a seasonal fluctuation in the hypothalamic set-point for appetite. This set-point may determine the onset of hibernation and the duration of hibernation bouts (Barnes and Mrosovsky 1974, Strumwasser 1959 a, 1959 b). Indeed body weight and the



Fig. 12: The hazel-mouse *Muscardinus avellanarius* during first month of hibernating period. The animal has nearly doubled its body weight preparing the hibernation.

disposition to hibernate are correlated and their phase is seasonally adjusted (Heller and Poulson 1970, Kayser 1961). The theory is supported by the fact that hibernation is stimulated by the prehibernatory storage of fat (Mrosovsky 1971, Satinoff 1970), and contradicted by the observations that the yearly rhythm of hibernation is not changed by food deprivation (Pengelley and Asmundson 1972), that thin animals also hibernate, and that food deprivation and even starvation stimulate hibernation (Kayser 1961, MacMillen 1965).

Generally, these contradictions are only apparent. Food deprivation stimulates hibernation only during the phase of hypophagia, while during hyperphagia (phase of storage) it disturbs hibernation (Graves 1971), so that no torpor can develop (Raths and Bohn 1975). In a similar way the motor activity may either be increased or decreased by food deprivation (Cornish and Mrosovsky 1966). Obviously hibernation is always supported by that food supply, which is correlated with the actual food requirements of the

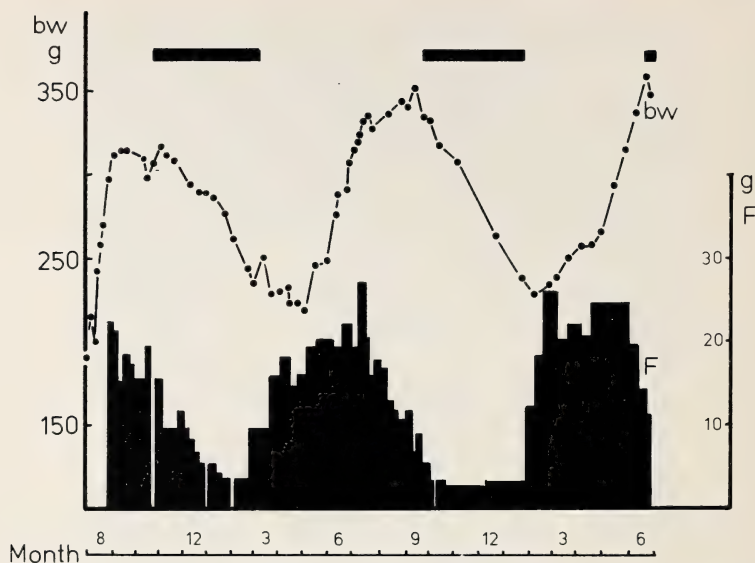


Fig. 13: Body weight (bw), mean daily food consumption in g (F) and hibernating periods (solid horizontal bars) of an individual *Citellus lateralis* observed for two years at T_a 22° C and LD 12 : 12. Adapted from Pengelley and Fisher (1963).

animal (Mrosovsky 1974, Rath and Bohn 1975). In many species, the annual rhythm of body weight does not depend on food supply, gonadal function (Canguilhem 1974), T_a and light conditions. The increase in body weight may be endogenously programmed. However, under constant light and temperature conditions the rhythm can be lost after 1—2 years (Mrosovsky 1971), so external signals may influence it. In some species it is influenced by the conditions of thermal adaptation (Mletzko and Rath 1972 a), the T_b during torpor, the frequency of arousal (Lachiver and Boulouard 1965) and the endocrine glands (Canguilhem and Malan 1969). There is agreement that food deprivation is one of the most important releasers of lethargy in birds and mammals (Bartholomew and Trost 1970, Dawson and Hudson 1970, Koskimies 1948, Lasiewski 1963, MacMillen and Trost 1967 b, Peiponen 1965, 1966).

Qualitative changes in nutrition: During summer, the captive dormouse prefers different food from that in autumn (Haberey et al. 1967, 1974). During summer and autumn, an increase in quantity and a change in quality of food produce, in various organs, an intense deposition of vitamins such as ascorbic acid (C), thiamine (B_1), riboflavin (B_2), vitamin A and toco-pherol (E) (Kalabukhov 1956, 1969, Suomalainen and Ahlström 1970). During winter, these reserves are partially consumed. The known connection between vitamins and enzymes leads to the supposition that the storage of vitamins has something to do with enzyme alterations during hibernation.

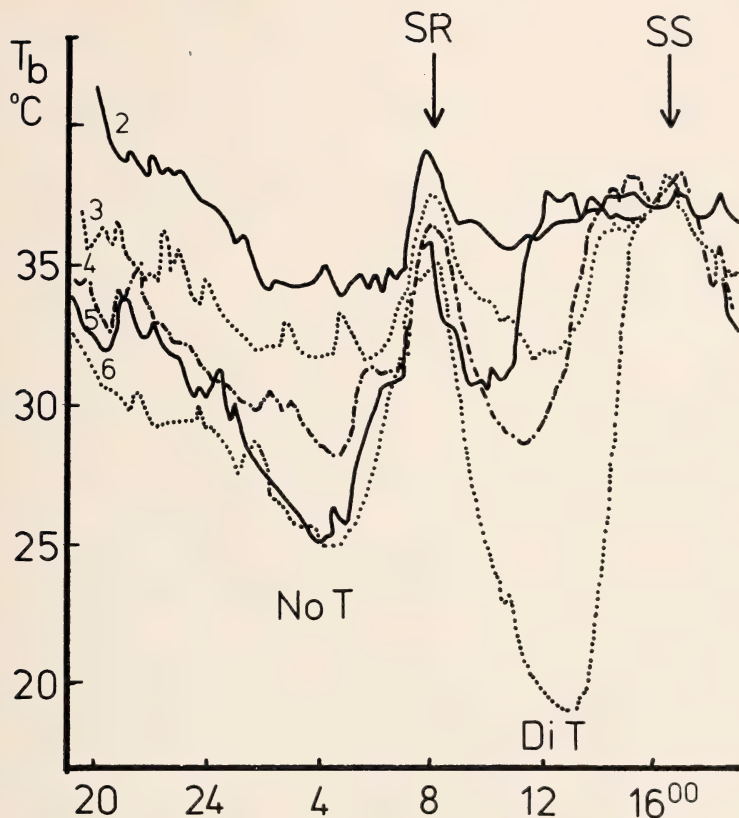


Fig. 14: Daily T_b -curves of a nightjar (*Caprimulgus europaeus*) during 5 consecutive fast days (No 2—6) in November. SR = sunrise, SS = sunset, No T = nocturnal torpor, Di T = diurnal torpor. Adapted from Peiponen (1965).

For example, an injection of tocopherol stimulates the disposition for lethargy (Kalabukhov 1969).

Digestive system: The diminished food requirements during winter are reflected by the extensive manifestations of inactivity in the digestive tract during hibernation. In histological and biochemical studies, an involution of salivary, intestinal and gastric glands can be observed (Henriksen 1972, Mayer W. V. 1960, Musil and Kittel 1968, Sacchi 1973, Sauerbier 1976, Sloanim 1971). Further, there is a weight loss of the intestine and of the pancreas as well as a diminished protein content (Senturia and Johansson 1972). Arousal leads to a reactivation of the digestive system.

Summary: The instinctive habits of nutrition show quantitative and qualitative adaptations to the prehibernatory and hibernatory requirements of the organism, including the hibernation inactivity of the digestive tract.

V. Respiration and Blood Gases

Ventilation: Several adaptations appear during hibernation. The temperature-dependence of diaphragm contraction is diminished (South 1961) but the sensitivity of the diaphragm to acetylcholine (Moravec et al. 1973) and the Na-permeability of the subsynaptic membranes of phrenic endplates are increased (Melichar 1973). These adaptations, in spite of a simultaneous inhibition of the breathing center, may facilitate the ventilation of the lungs.

As is well known, the respiratory frequency during hibernation is not only very low but also very irregular (Eisentraut 1956, Herter 1956, Kayser 1961, Pajunen 1974). While periodical respiration is not absolutely typical for hibernation, it was frequently observed during daily lethargy, during onset of hibernation (Malan et al. 1973) as well as in deep torpor (Hoo-Paris and Garcin 1970, Kayser 1961, Kristoffersson and Soivio 1964, Pajunen 1970, 1974, Pirlot 1968), suggesting a diminished excitability of the respiratory centre. This was confirmed by a rise of the threshold for excitation of respiratory neurons by CO_2 (2.5 %—5.0 %) (Leitner and Malan 1973, Malan et al. 1973). In this connection, the concentrations for respiratory gases in the winter dens are of interest (Baudinette 1974, Williams and Rausch 1973). In different species, the values of CO_2 are usually below 4%, and the values of O_2 above 13%. Some abnormal values in marmots (13.5 % CO_2 and 4.8 % O_2) are understandable only as a result of an extremely strong inhibition of the respiratory centre. However, this could significantly shift the oxygen dissociation curve of the blood to the right at low T_b (Williams and Rausch 1973). Further, there are indications that even in normothermic hibernators (echidna, marmot) hypoxia and hypercapnia stimulate the respiratory neurons only slightly (Leitner and Malan 1973). On the other hand, the inhibitory effect of CO_2 on the heart of normothermic kangaroo rats is between the values of nonhibernators and some diving mammals. Because of such peculiarities the old theory of inducing torpor by hypercapnia was reconsidered by Malan et al. (1973) and Williams and Rausch (1973).

Carbon dioxide and blood pH: During the cooling of poikilotherms or hibernators, the CO_2 -concentration in the blood rises as a consequence of the increased solubility of gases (Clausen and Ersland 1968, Kayser 1961), but simultaneously in poikilothermic vertebrates the arterial P_{CO_2} decreases (Howell et al. 1970). However, since the physical neutral point (pN) of water rises during cooling, so the measured pH must rise if the constancy of the H^+/OH^- relation is "maintained". That means, the lower the temperature of neutral water (or serum), the higher is the pH. Indeed the arterial pH in cooled poikilotherms increases parallel to the shift of the neutral point. Therefore, in spite of an increasing pH no alkalosis results, as the acid/base balance is kept unchanged (Howell et al. 1970). This must be kept

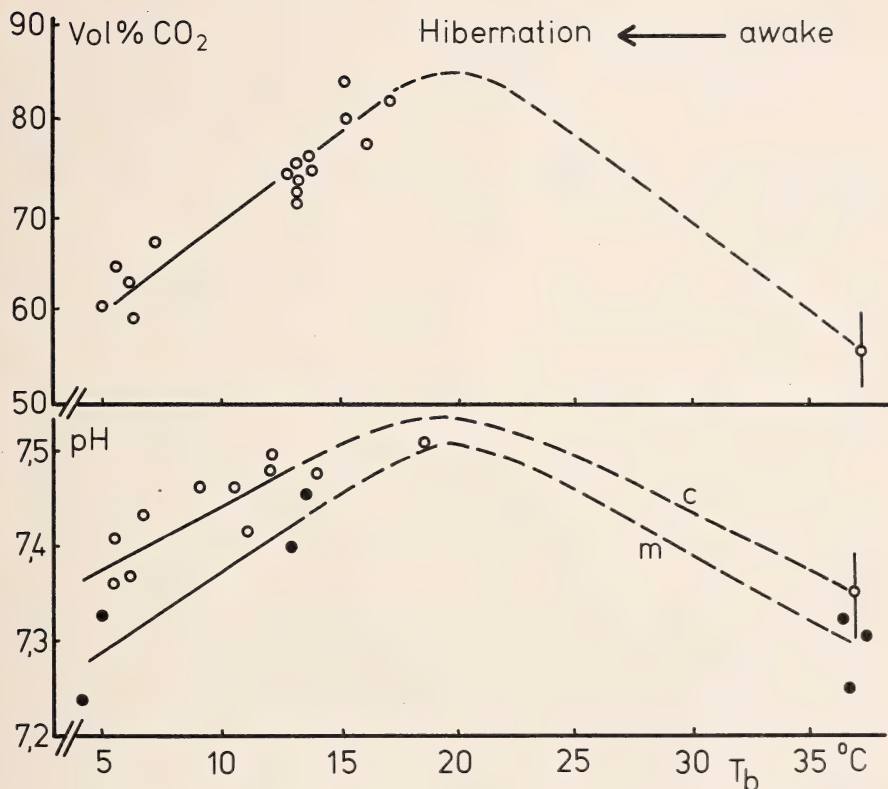


Fig. 15: CO_2 -content of arterial blood in the spotted ground squirrel (*Citellus suslicus*) at different body temperatures, measured at T_1 18°C . Below, arterial blood pH, measured at different body temperatures (m) and calculated (c) from Person (1952).

in mind in order to understand the behaviour of hibernators. Nearly all data on blood pH and blood CO_2 during torpor were collected at very low T_b . We know of only one observation where *Citellus* reacted like a poikilothermic organism during the onset of lethargy, when between T_b of 35° and 15°C the arterial pH increased. At very low T_b it was lowered again to its "normal" level. In reality an acidosis developed (Person 1952). In all other species too, during deep hibernation, arterial pH-values have been found which are much lower than can be expected from the shifted neutral point: 7.22–7.63 (Bartels et al. 1969, Malan et al. 1973). Malan, Arens and Waechter (1973) suggest that this respiratory acidosis may represent a new regulated state (pH 7.57) that is related to the degree of inhibition in the respiratory centre. The new set-point is connected with the rise in $[\text{HCO}_3]$ and the elevation of arterial P_{CO_2} (Clausen and Ersland 1968, Johansson and Senturia 1972 b, Kent and Peirce 1967, Malan et al. 1973). Diminished P_{CO_2}

has been observed in some cases at the beginning of decreasing T_b . The rise in ketone bodies (Baumber et al. 1971) is probably not correlated directly with the hibernation acidosis, but metabolic acids may modulate the increase of $[HCO_3^-]$. The arousal process leads to a temporary decrease in arterial CO_2 -concentration and P_{CO_2} , as a consequence of the intensified ventilation, and to a development of metabolic acidosis (Ambid 1971, Clausen and Ersland 1968, Ferdmann and Feinschmidt 1934).

O_2 -transport: All data on O_2 -levels in blood (vol%) depend finally on the concentration of hemoglobin. In accordance with the slower formation and the storage of erythrocytes, a hemodilution with a diminished O_2 -transport capacity during hibernation was frequently observed (Barry 1971, Kayser 1961, Larkin et al. 1972, Nansal and Knoche 1972, Spurrier and Dawe 1973). In many cases however, within the same species, a hemoconcentration appears (Kayser 1961, Lyman and O'Brien 1963, Suomalainen and Rosokivi 1973), probably caused by the repartitioning of water. Sometimes the values for these parameters were unchanged (Kayser 1961, Wenberg and Holland 1973 c). Therefore the hemoglobin concentration plays no role in maintaining hibernation.

In awake hibernators, the arterial and venous partial pressure of O_2 may be lower than in other mammals (Musacchia and Volkert 1971 a, Volkert and Musacchia 1970). During hibernation, some values were low (Johansson and Senturia 1972 b, Musacchia and Volkert 1971 a) and some were high. Generally, the oxygen transport to the tissues during torpor seems to be optimal.

The affinity of hemoglobin for oxygen in awake hibernators is at least as high as in other mammals. The O_2 -dissociation curves agree with expectations (Kayser 1961, Tucker 1968). In mountain species they are somewhat steeper (Bullard et al. 1966). The hemoglobin structure during hibernation is unchanged (Addis et al. 1973, Bullard et al. 1966). Owing to the cooling of blood during hibernation, the oxygen dissociation curve is shifted to the left (Clausen and Ersland 1968, Musacchia and Volkert 1971 a). In the hedgehog, however, an additional seasonal shift to the left was observed (Bartels et al. 1969). It is not clear if this is connected with the rise of 2,3-diphosphoglycerate in the erythrocytes (Hensel et al. 1973). The influence of temperature on the oxygen dissociation curve can be characterized by the O_2 -affinity-temperature coefficient ($\Delta \log P_{O_2} / \Delta T$) at a 50 % oxygen saturation. This value is extremely low in the hibernating hedgehog (0.0161—0.0167), while in all other species it is normal (0.0215—0.0229). Therefore a specific alteration of the dissociation curve is not typical of hibernation (Musacchia and Volkert 1971 a).

The Bohr effect is very small at low T_b during hibernation (Clausen and Ersland 1968). Therefore it is unlikely that the hibernation acidosis improves

the O_2 distribution to the tissues markedly. Perhaps the loss of toxicity of pure oxygen during hibernation (Popovic et al. 1964) depends not only on the low metabolism but also on the steepness of the O_2 -dissociation curve. Generally, during torpor the tissues are hypoxic.

The arousal process in its first phase is marked by a rise in the tidal volume and in the second phase by a rise in respiratory frequency (Malan et al. 1973). However a hypoxemia develops (Ambid 1971). The

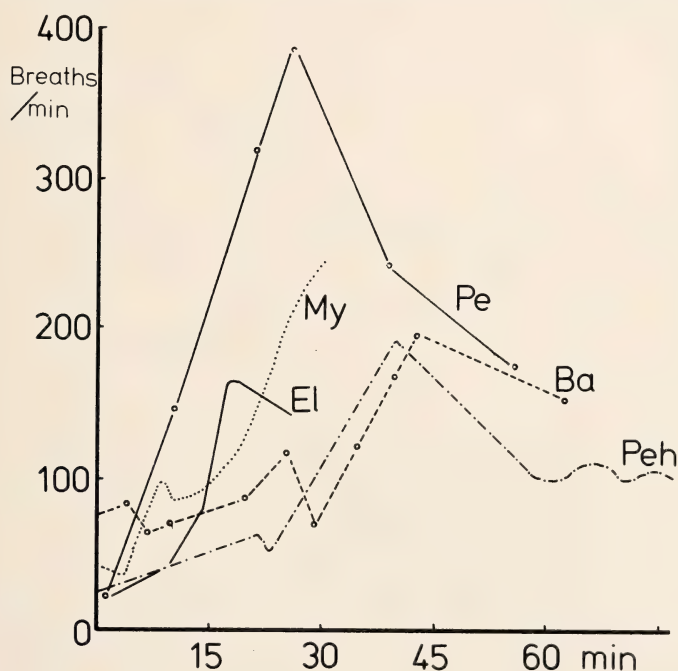


Fig. 16: Breathing rate during arousal from torpor. Pe = *Perognathus longimembris* (Bartholomew and Cade 1957), Peh = *Perognathus hispidus* (Wang and Hudson 1970), Ba = *Baiomys taylori* (Hudson 1965), El = *Eliomys quercinus* (Herter 1956), My = *Myotis myotis* (Herter 1956).

increasing temperature and the Bohr effect produce a shift in the O_2 -dissociation curve to the right and improve the oxygen uptake in the tissues. Therefore even the P_{O_2} in the abdominal cavity of the hedgehog increases (Barr and Silver 1972).

Summary: During hibernation, the respiratory centre is inhibited. Its excitability is adjusted to maintain an arterial acidosis with a pH 7.57. Simultaneously the sensitivity of the effectors (diaphragm) increases. The O_2 transport shows no special adaptations for torpor. Therefore the tissues are hypoxic, in spite of the improved O_2 uptake by the lungs.

VI. Energy Metabolism

Energy balance. The metabolism of awake hibernators (also of bears and badgers) during the hibernation season is lower than at other times of the year (Hildwein 1970, Kayser et al. 1969, Mletzko and Raths 1972 a). The yearly rhythm is temperature independent (Malan and Hildwein 1965,

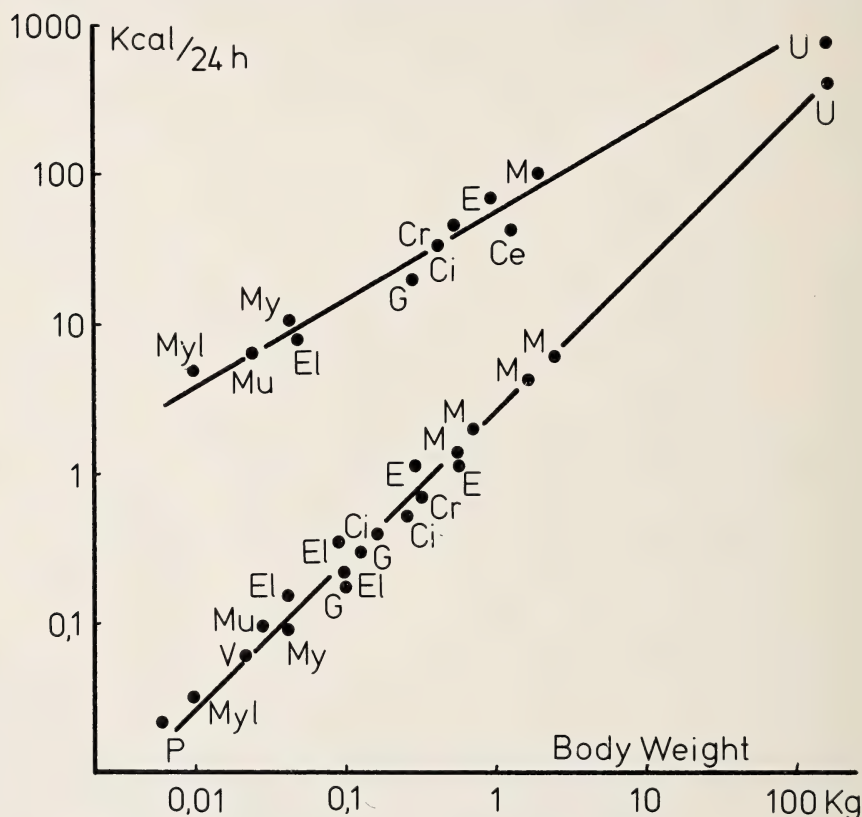


Fig. 17: Heat production (BMR) of different species of hibernators in summer (upper curve) and during hibernation (lower curve); adapted from Kayser (1961) and other authors. Ce = *Centetes ecaudatus*, Ci = *Citellus citellus*, E = *Erinaceus europaeus*, El = *Eliomys quercinus*, G = *Glis glis*, M = *Marmota marmota*, Mu = *Muscardinus avellanarius*, My = *Myotis myotis*, Myl = *Myotis lucifugus*, P = *Pipistrellus pipistrellus*, U = *Ursus americanus*, V = *Vesperugo noctula*.

Mletzko and Raths 1972 a), but is correlated with the rhythms of motor activity and the rhythms of most endocrine glands. The decrease in basal metabolic rate (BMR) during winter probably is related to the lowered T_b (Herter 1956) even in the active state, and also to a greater sleepiness, but less so to the storage of adipose tissue (Hudson and Deavers 1973).

At the onset of hibernation, the O_2 -consumption at first decreases slowly, but then more rapidly between 30° — 20° C T_b ($Q_{10} = 5$) (Henshaw 1968). In numerous articles Kayser has given values on metabolism during deep torpor. The metabolism in small species is only $1/100$ of the summer basal metabolic rate, in medium sized hibernators $1/30$ (Kayser 1961, 1964 a) and in the bear $1/2$ — $1/3$ (Hock 1960). Similar values were found in lethargic birds (Lasiewski et al. 1967). As the minimal metabolism in different species occurs at different T_b , Kayser attempted to relate all results to a T_b of 10° C using van't Hoff's rule. In summary, the following formulas were obtained (W = weight):

Basal metabolic rate (BMR) during summer

$$Q \text{ [Kcal/animal} \cdot 24 \text{ h]} = 63.6 W^{0.62}$$

(Kayser 1964 a)

Hibernation, minimal metabolic level at different T_b

$$Q = 2.16 W^{1.02}$$

(Kayser 1964 b)

Hibernation, referred to T_b 10° C

$$Q = 2.09 W^{0.69}$$

(Kayser 1964 b)

Obviously at 10° C metabolism is always related to the surface area. This problem also has been discussed by South and House (1967), Hudson (1969), Swan (1971) and Swan et al. (1969). The arousal from torpor is combined with an enormous increase in O_2 -consumption, in the course of which the curve of O_2 -uptake is bell shaped (Hammel et al. 1968, Kayser 1961). In many investigations it has been shown that the BMR of awake hibernators is always lower than that of other mammals and birds (Henshaw 1968, Hildwein and Kayser 1970, Hudson 1967, 1969, Hudson and Deavers 1973, MacMillen and Trost 1967 a). However, there are contradictory results (Mletzko and Rath 1972 a). If one considers that all quantitative statements such as the Brody-Kleiber formulas are of statistical nature and are valid in large experimental numbers only, and that the BMR clearly shows seasonal alterations, conclusions can be made only with extreme caution. Probably Hudson (1969) may be right that the level of BMR is no criterion of the ability to hibernate.

Qualitative aspects of metabolism: The biochemical aspects of metabolism can only be outlined in this review. The respiratory quotient (RQ) during hibernation is 0.7 (Kayser 1961, 1964 b). The significance of lower values (0.60—0.65) is doubtful (Nelson et al. 1973, Yousef et al. 1967). During the arousal process, an oxydation of carbohydrates is added to the lipolysis, so that the RQ — depending on the species and the T_b — lies between 0.8—1.0 (Kayser 1961, 1964 a).

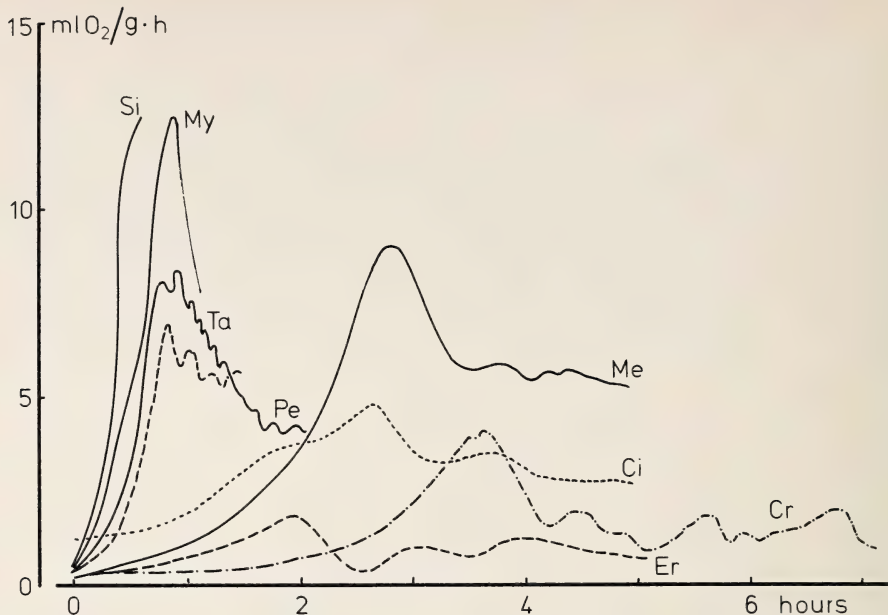


Fig. 18: Oxygen consumption during arousal from hibernation (T_a 5° – 6° C); note that the chief peak decreases concomitant with increase of body weight. Si = *Sicista betulina*, single ind. 10 g (Johansen and Krog 1959), My = *Myotis myotis*, average curve, 24.4 g (Mejsnar and Jansky 1970), Pe = *Perognathus hispidus*, single ind. 40 g (Wang and Hudson 1970), Ta = *Tamias striatus*, single ind. 95 g (Wang and Hudson 1971), Me = *Mesocricetus auratus*, single ind. 90 g (Lyman 1963), Ci = *Citellus mexicanus*, single ind. 200 g (Neumann and Cade 1965), Cr = *Cricetus cricetus*, single ind. 340 g (Raths unpubl.), Er = *Erinaceus europaeus*, single ind. 700 g (Suomalainen 1962).

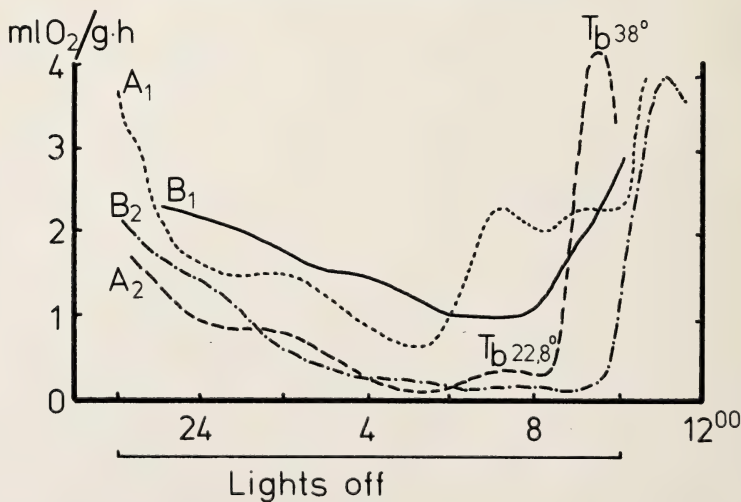


Fig. 19: Daily torpor of two mouse birds (*Colius striatus*) during consecutive nights (T_a 19.2° C). Three of the four arousals were spontaneous, but one (A_2) was caused by the attachment of the cloacal thermocouple. Adapted from Bartholomew and Trost (1970).

Short days during autumn as well as low temperatures stimulate the prehibernatory lipogenesis in adipose tissue and also raise the fat content of the blood (Burlington et al. 1969, Denyes and Baumber 1964, Lynch and Folk 1971). Since special proteins for transporting fat exist (Wenberg and Holland 1973 a), the fat content of many other tissues increases as well (Ewing et al. 1970, Galster and Morrison 1966, Krulin and Sealander 1972, Poche 1959, Wenberg and Holland 1973 a, Zimny et al. 1964). However, a similar storage of fat before the onset of aestivation suggests that internal control mechanisms are decisive, especially the decrease of the sympathetic activity (Scheufler and Rath 1967). During lipogenesis in autumn, and to some extent even during hibernation, the pentose shunt plays a very important role (27 %—86 %), while the Krebs-cycle is less involved (Castex 1972, Olsson 1972). The seasonal adaptations of the intermediary fat metabolism can be explained partially by alterations in the activity of enzymes (Denyes and Baumber 1964, Whitten and Klain 1969). During hibernation, the serum lipids, free fatty acids, cholesterol and phospholipids usually show a high concentration (Nelson et al. 1973, Suomalainen and Saarikoski 1971, Wenberg and Holland 1973 a), but seldom a low one (Platner et al. 1972, Wenberg and Holland 1973 a). In some species lipogenesis may continue during torpor. In others it is inhibited (Whitten and Klain 1969). In any case, an increased lipolytic activity is prominent (Chaffee et al. 1966, Olsson 1972, Suomalainen and Saarikoski 1971). Low T_i in the brown adipose tissue stimulates *in vitro* the oxydation of palmitic acid rather than oleic acid (Dryer et al. 1970). This explains the diminished saturation and the lowered melting point of fat in different organs during hibernation (Ambid 1971, Ewing et al. 1970, Laukola and Suomalainen 1971, Minor et al. 1973, Platner et al. 1972). Contradictory results from Wells et al. (1965) show however that not all stored fats act in the same manner.

During arousal an explosive lipolysis takes place. However, this process will be discussed, together with the special role of brown fat, in the section on temperature regulation.

The level of glycogen in the liver, musculature, heart and even in motor structures of the central nervous system is increased during hibernation (Castex 1972, Gabe et al. 1964, Mayer W. V. 1960, Oksche 1961, Saarikoski and Suomalainen 1970, 1971, Wolff 1970). The storage certainly takes place before the onset of torpor, but in some species it may even occur during lethargy (Forssberg and Sarajas 1955, South and House 1967, Whitten and Klain 1969). Glycogen is mobilized especially during arousal (Cossel and Wohlrab 1964, Saarikoski and Suomalainen 1970).

Seasonal alterations in blood glucose concentration are doubtful and are difficult to substantiate (Agid and Sicart 1969, Castex 1972). At the beginning of the disposition for hibernation or aestivation, a hypoglycemia develops (Gabe et al. 1964), which becomes stronger during decreasing T_b .

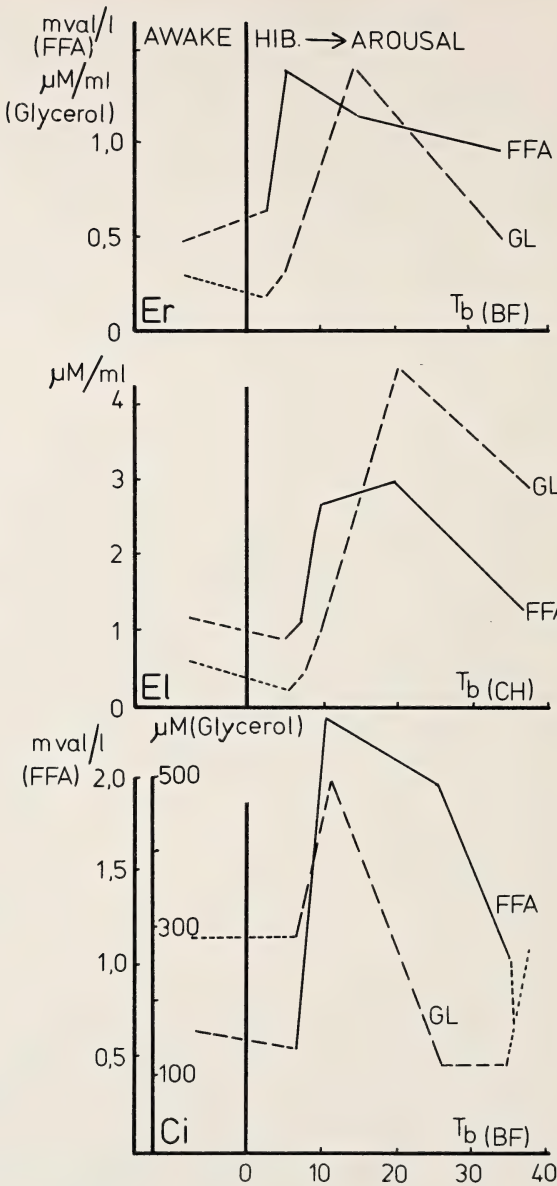


Fig. 20: Arousal from hibernation. Dependence of blood free fatty acids (FFA) and glycerol on the core temperature during rewarming. Remember that velocity of rewarming is different in the three species. Er = *Erinaceus europaeus*, serum (Suomalainen and Saarikoski 1967), El = *Eliomys quercinus*, plasma, average curves (Ambid 1971), Ci = *Citellus undulatus*, plasma (Galster and Morrison 1975); BF = brown fat, CH = chest.

A high T_b during hibernation is accompanied by stronger hypoglycemia than when T_b is low (Raths 1961). Otherwise, the blood sugar level is normal (Spurrier and Dawe 1973) or raised (Raths 1961). The hypoglycemic phase has complex causes: An instinctive reduction in food intake, a pre-hibernatory activation of synthesis of glycogen and fat by insulin (Scheufler and Raths 1967), and an inhibited glycogenolysis as a result of the decreasing sympathico-adrenergic tone (Raths 1953, 1957, Scheufler and Raths 1967). Because of depressed kidney function, glucosuria (Zimny and Bourgeois 1960) seems to be of low importance. The hibernatory normo- or hypoglycemic phase also has a complex nature. In spite of a specific inhibition of the enzymes of glycogen metabolism, transformation of glycogen into glucose is possible (South and House 1967), perhaps by an increase in the sympathetic tone during deep hibernation (Scheufler and Raths 1967). On the other hand, the tendency to hyperglycemia is supported by the diminished transformation of sugar into fat and glycogen, by the increase of gluconeogenesis and by a diminished use of glucose (specific inhibition of enzymes and low T_b) (Burlington and Klain 1967).

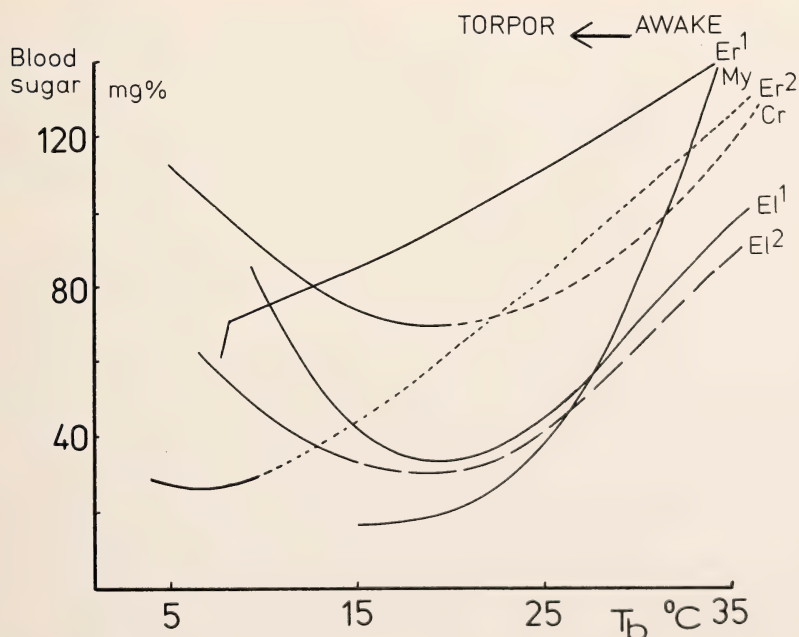


Fig. 21: Hypoglycemia during hibernation and aestivation (average curves); Er¹ = *Erinaceus europaeus*, hibern. (Sarajas 1967), Er² = *Erinaceus europaeus*, hibern. (Clausen 1964), Cr = *Cricetus cricetus*, hibern. (Raths 1961), My = *Myotis lucifugus* and *M. grisescens*, hibern. (Dodgen and Blood 1956), El¹ = *Eliomys quercinus*, hibern. Nov. Dec. (Ambid 1971).

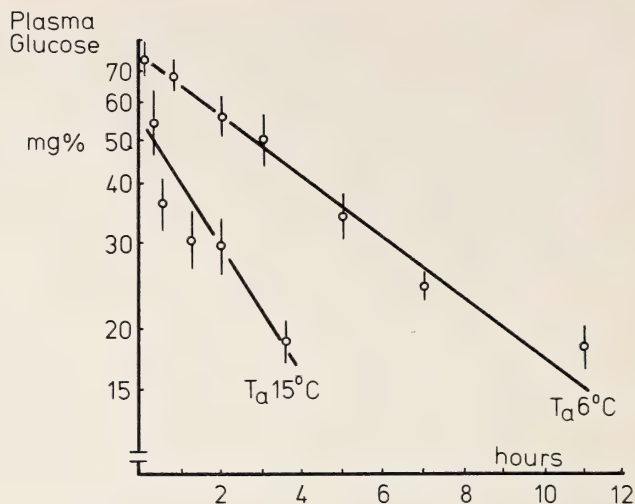


Fig. 22: Drop of plasma glucose level in the hibernating garden dormouse at different ambient (and body-) temperatures. Adapted from Ambid (1971).

However, homeostasis of the blood sugar level may be difficult to maintain during hibernation (Raths 1961). After all, in golden hamsters, survival time during helium-induced hypothermia is increased if one prevents the decrease of liver glycogen and blood glucose (Prewitt et al. 1972). Glucose can be absorbed from the intestine during hibernation (Musacchia and Westhoff 1964, South and House 1967).

During arousal, a short hypoglycemic phase is followed by a rise in blood sugar to normal or even above normal levels (Heldmaier 1969, Saarikoski and Suomalainen 1970).

Generally, the energy supply for the formation of ATP during hibernation occurs mainly by fat catabolism and to a small extent by sugar catabolism. RQ-values between 0.6—0.7 suggest that some fat is transformed into carbohydrates. Most biochemists agree that during the onset of hibernation, there is no lack of energy-rich phosphates (ATP, phosphocreatine) and that the ATP-forming systems in awake hibernators are as effective or even more effective than in other mammals (Kristoffersson 1961). However during continuous hibernation, the synthesis of the highenergy phosphates does not keep up with its use completely (Ferdman and Feinschmidt 1934, Kristoffersson 1961). — During arousal, a further decrease in energy-rich phosphates in various organs occurs (Zimny 1964).

The efficiency of the respiratory chain for the formation of the ATP during hibernation is very good at T_i between 6° — 37°C (Kayser 1964 b, Roberts and Chaffee 1973). Partially this is the result of an increase

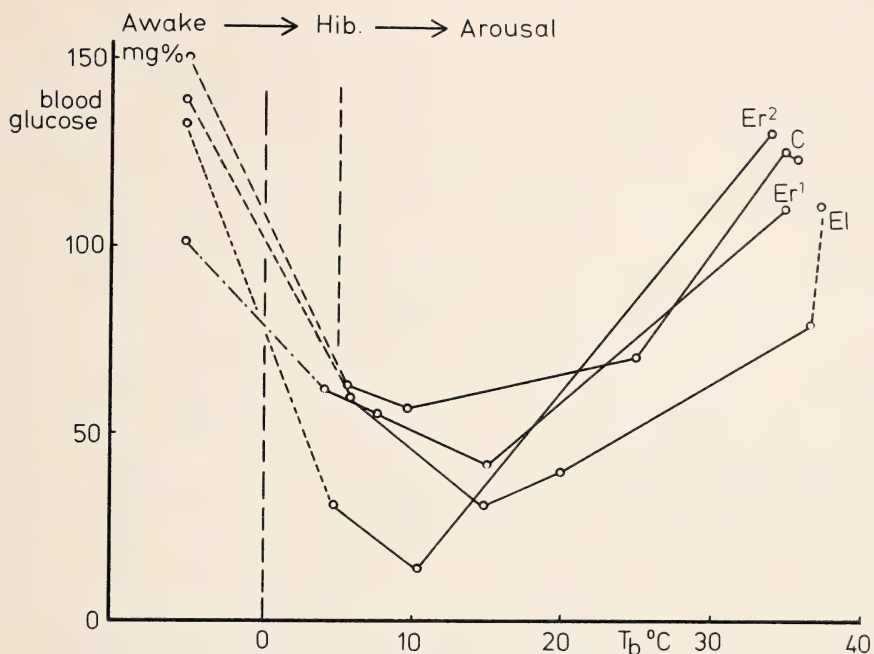


Fig. 23: Dependence of blood glucose on core temperature during arousal from hibernation. El = *Eliomys quercinus*, plasma, chest temperature (Ambid 1971), C = *Citellus undulatus*, plasma, brown fat temperature (Galster and Morrison 1975), Er^1 = *Erinaceus europaeus*, whole blood, interscap. temperature (Saarikoski and Suomalainen 1970), Er^2 = *Erinaceus europaeus*, plasma, rect. temperature (Clausen 1964). Average curves.

in number and an enlargement of the individual mitochondria in different tissues (Cossel and Wohlrab 1964, Umahara 1968) and of the intramitochondrial accumulation of substrates and enzyme material (Poche 1959). By an improved coupling of ATP formation to the respiratory chain, the O_2 -consumption of tissues during hibernation (in respect to the decreased temperature) should be the same or even lower than that during the normothermic state. A lowered O_2 -consumption should occur also if the tissues change from aerobic to anaerobic metabolism. From the unchanged or even increased P/O-ratio (liver, brain) one can conclude that there is a good coupling in the tissues.

In vitro studies have had very different results, depending on the organs that are used, on the methods and on the T_i . Generally, for comparable T_i 's in liver and brain tissues, a decreased O_2 -consumption was usually found; in heart and skeletal muscles it was increased, in kidneys and in brown fat unchanged (Denyes and Hassett 1960, Horwitz and Nelson 1968). Contradictory results are also known. There even seem to be differences

within a species. In several cases a flattening of the Q_{O_2} -temperature curve was observed in tissues of lethargic animals, which corresponded with an adaptive reduction of the activation energy; however this is not always the case (Kayser 1960, 1961).

Several investigators have shown that tissues (brain, heart) of hibernating species have fundamentally greater possibility for anaerobic glycolysis than other mammals. This should be of importance for the hypoxic conditions during torpor (Andjus et al. 1971, Burlington and Klain 1967, Johansson 1967, Johansson and Senturia 1972 a, Kayser 1960, Kayser and Malan 1963, South and House 1967, Willis 1968). In spite of this fundamental possibility, during hibernation, several enzymes in glycolysis are inhibited specifically (Smally and Dryer 1967), but not all of them. From numerous biochemical investigations it can be supposed that during hibernation the pyruvate that is produced is transformed into lactate and finally back into carbohydrate (Burlington and Klain 1967, Burlington and Sampson 1968, Larkin et al. 1967, Musacchia and Saunders 1969, Olsson 1972).

The numerous studies on enzymes of the Krebs-cycle and of the respiratory chain also support the conclusion that several steps of oxydative metabolism are inhibited specifically during hibernation (Chaffee et al. 1966, Olsson 1972, Roberts and Chaffee 1973, Whitten and Klain 1969). On the other hand, several properties of oxydative metabolism at low temperatures resemble that of poikiotherms more than of mammals (Niweilinski et al. 1969). However, decrease of temperature dependence of some physiological functions (heart rate, O_2 -uptake), as well as some biochemical and histochemical investigations suggest that true metabolic adaption to low T_b takes place probably by an accumulation of certain enzymes and by lowering of the activation energy (thermal increment) for several metabolic reactions, either by cold adaptation or by the development of the seasonal hibernatory disposition. As well, phylogenetic (hereditary) adaptations can be shown to be involved (Roberts and Chaffee 1973, South and House 1967, Suomalainen and Ahlström 1970).

Summary: The lowered energy metabolism in awake hibernators probably does not depend on their ability to enter torpor. During hibernation, the main energy source is fat. ATP-formation partially occurs by more efficient coupling and partially by an acceleration of anaerobic glycolysis. The transformations in metabolism take place either by specific inhibition of enzymes, or by a decrease in the temperature sensitivity of enzymes. In this manner the metabolism is lowered quantitatively (O_2 -saving) and its economy is improved.

VII. Anabolism

Naturally catabolism and anabolism cannot be separated from each other accurately. Anabolism certainly does not play a fundamental role during torpor. However, some different physiological functions, which depend especially on cell division and protein synthesis, are markedly changed during hibernation.

Compared with other mammals, hibernators in spite of the greater resistance of their protein synthesis to the effects of cold, show a decrease in the protein content of blood and of several organs (after a maximum in autumn) during hibernation (Hoo-Paris and Garcin 1970, Kirkebö 1968, Kristoffersson and Broberg 1970, Olsson 1972). The shift of the protein metabolism towards catabolism is connected with a disturbed function of the ribosomes (Whitten 1971) as well as with a diminished synthesis and content of RNA and DNA in the organs (Adelstein and Lyman 1968, Cossel and Wohlrab 1964). As a consequence of this, a significant increase in albumin appears, while the gamma-globulins and sometimes the beta-globulins of serum reach a minimum during hibernation (Kayser 1961). These changes lead to a decrease in the sedimentation rate of blood (Pavlovic 1964) and also to immunological depression (Fokken and Jaeger 1975). As well, during hibernation the spectrum of the free amino acids in blood and in the organs is changed (Kristoffersson and Broberg 1968, 1970, Nelson et al. 1973). As a result, the decrease in glutamic acid in the brain and the increase of gamma-amino butyric acid could be of particular importance in the changes of excitability.

In connection with the depressed renal function, the diminished breakdown of amino acids during hibernation leads to an increase in their concentration in urine (Ferdmann and Feinschmidt 1934, Kristoffersson and Broberg 1968), to a decreased urea production (Kristoffersson 1963) and to lowered urea concentration in blood (Moy 1971, Nelson et al. 1973). On the other hand, urea and ammonia are gradually stored in the blood and in the tissues (Clausen 1964, Kristoffersson 1963, 1965, Kristoffersson and Broberg 1970, Tempel and Musacchia 1975).—The reactivation of different enzymes during arousal (Whitten and Klain 1969) leads to a strong protein breakdown (which aids thermoregulation), followed by an increase of free aminoacids (Kristoffersson and Broberg 1968) and ammonia in the blood.

During hibernation, cell division in epithelial tissues is depressed (Mayer, W. V. 1960) as well as erythro-, leuco- and lymphopoiesis (Kayser 1961), the ability of the liver to regenerate (Thomson et al. 1962) and of tumors to grow (Popovic et al. 1969, Thomson et al. 1962). Destruction of cells occurs a little faster than their production (Galster and Morrison 1966). Therefore, in spite of the prolonged life span of the erythrocytes (Larsen 1968), and in spite of their increased resistance to hemolysis

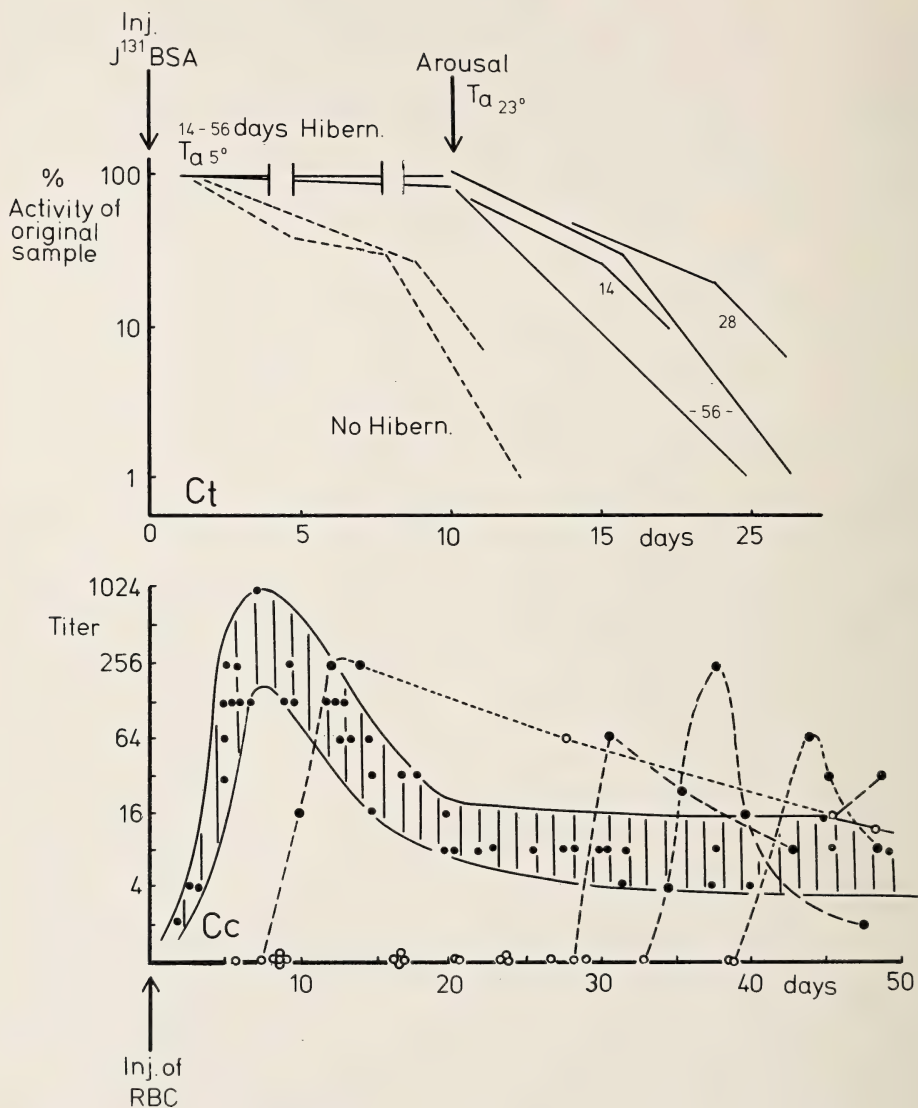


Fig. 24: (Top) Disappearance of antigen J^{131} -bovine serum albumin (BSA) in the waking state, during hibernation and after arousal in four *Citellus tridecemlineatus* (Ct). Hibernation 56, 28, 14 days. Adapted from Jaroslow and Smith (1964). (Bottom) Appearance of immune hemagglutinins in the serum of ground squirrels (*Citellus citellus* = Cc) after injection of rabbit red blood cells (RBC) at the time zero. Adapted from Andjus et al. (1964).

(Dawe and Spurrier 1972, Spurrier and Dawe 1973), diminished numbers of erythrocytes are found during hibernation. Owing to the depressed metabolism, the inhibited mitotic activity and the hypoxic situation, the effect of ionizing radiation on the tissues, is relatively small during hibernation (Musacchia et al. 1971 b). Details can be found in the work of Popovic et al. (1969).

Torpor protects the organism against infections with *Trichinella*, *Trypanosoma*, *Tryponema*, bacteria, viruses and also against the effect of venoms and carcinogenic substances (Chute 1964, Kalabukhov 1969, Kayser 1961). The resistance is the result of the reduced metabolism during hibernation, as well as the fact that the reproduction of parasites is more inhibited than the immunity mechanism of the host. During arousal, virulence as well as the capacity for resistance increase rapidly.

The **production of antibodies** during hibernation is extremely low or even non-existent (Jaroslow 1971, Larsen 1971), but during a short interruption of torpor (rewarming) may recommence immediately. This may be the essential reason why positive results have been recorded for the production of antibodies during torpor (Kayser 1961). Naturally, owing to the depressed immunological reactivity, antigens are eliminated from the blood extremely slowly (Chute 1964, Larsen 1971). The immunological depression is the result of the low T_b , of the decrease in gammaglobulins caused by their rapid destruction, as well as the result of an inhibited proliferation of cells with a capacity for antibody formation (Jaroslow 1971). At the same time, an unknown factor of the brown adipose tissue (maybe, a corticosteroid) perhaps develops an inhibitory action on the antibody formation of the spleen (Sidky et al. 1969).

The **mechanisms of phagocytosis** (RES, leucocytes) are less inhibited during hibernation than antibody formation (Schmidt 1967). In spite of earlier speculations, the lymph nodes are small and inactive and the mobility and the phagocytosis by the lymphocytes are diminished, in agreement with inhibition of lymphopoiesis (Slonim 1971). The circulatory changes during hibernation always lead to a leucopenia (Larkin et al. 1972, Nansal and Knoche 1972, Pavlovic 1964, Rath 1953, 1957, Spurrier and Dawe 1973, Suomalainen and Rosokivi 1973), in the course of which lymphocytes and eosinophils accumulate in the intestinal wall (Henriksen 1972, Inkovaara and Suomalainen 1973). The transition from sleep to hibernation is marked by a relative lymphocytosis, but at low T_b , granulocytes are predominant (Rath 1953, 1956, 1964, Suomalainen and Rosokivi 1973, Wenberg and Holland 1973 c).

The **blood clotting** is closely connected with the protein metabolism. The blood clotting time in hibernation and aestivation at comparable T_i is always prolonged two or threefold. Yet it is not quite clear, which of the

factors accelerating the clotting, are diminished fundamentally and which inhibitory factors are increased decisively. Probably thrombocytopenia plays a role, whereby the platelets accumulate in various tissues as a result of the slowed circulation (Sarajas and Halinen 1970). Another reason for depression of clotting is the reduction of the prothrombin concentration in blood. Whether the levels of factors V and VII decrease is uncertain (Raths and Perlick 1953). Also the reduction of the factors VIII, IX, X and of fibrinogen similarly may be dependent upon hibernation (Wenberg and Holland 1973 c). The rise in antithrombin-activity during hibernation is based on an increased heparin level, or the heparin Co-factor activity in blood, and probably on antithrombin II and III. Whether the mast-cells play a role in this is questionable. These cells accumulate, again as the result of slowed circulation during hibernation, in many very different tissues, whereas they decrease or remain constant in others (Henriksen 1972, Hjelman 1956). Changes in the fibrinolytic system (Johansson and Senturia 1972 a) probably are without significance in the prolongation of clotting time.

Summary: During hibernation, many alterations in the immunity and blood clotting mechanisms are based on the inhibition of anabolic metabolism, especially of cell division and protein synthesis. As well, a change in the distribution of blood cells owing to the slowed circulation plays a role.

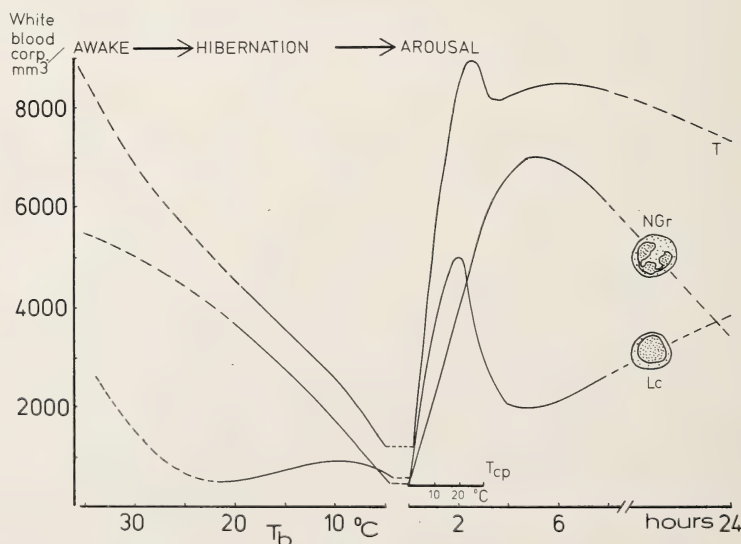


Fig. 25: Change of white blood cell count during hibernation and arousal in the European hamster. Average curves; NGr = neutrophils; Lc = lymphocytes; T = total; Tcp = cheek pouch temperature; from Raths (1956, 1961).

VIII. Hormones

Generally, the endocrine activity during hibernation depends on many factors, for example, the annual rhythm, cold adaption, T_b during torpor as well as the frequency of periodic arousal. An annual cycle of endocrine activity could be proved in most hibernators. A progressive involution of adenohypophysis, gonads, thyroid and adrenal cortex from summer to late in autumn and a slow reactivation during winter was found generally (Gabe et al. 1964, Hensel et al. 1973, Kayser 1961, Popovic 1960, Rath 1975).

A production of hormones during low T_b in hibernation is hardly possible. However, there are some references which suggest that hormones can be secreted during hibernation, such as those involved in changes of mineral and carbohydrate metabolism, which depend on T_b . Several investigators deny any hormonal regulation during hibernation. Certainly, an extirpation of endocrine glands does not induce hibernation because the resulting metabolic disorder prevents the necessary instinctive behaviour. Destruction of the thyroid or adrenal cortex even prevents the onset of hibernation, while replacement of the missing hormones allows it to occur again (Canguilhem and Malan 1969, Popovic 1960). Further, total endocrine inactivity during winter would impede or even prevent arousal after entrance into torpor because, during arousal, the whole endocrine system successively is activated (Boulouard 1972, Nunez et al. 1974, Portius and Rath 1957).

Thyroid gland: The autumnal involution of the thyroid gland is followed by a slow reactivation of the gland late in winter, owing to the increased activity of the basophilic TSH-cells of the pituitary (Dörfler 1971, Gabe et al. 1964, Smit-Vis and Smit 1966). However, histological investigation in bats has shown that the increased activity is related to the secretion of the hormone but not to an accelerated synthesis (Nunez 1971). Autumnal decrease of the T_a may lead to a temporary increase in thyroid activity which, however, does not impair hibernation and winter sleep (Nelson et al. 1973, Tashima 1965, Yousef et al. 1967). Furthermore, the capacity of the thyroid for incorporation of J^{131} during hibernation is very high (Wenberg and Holland 1973 b). Therefore, the apparent "seasonal" involution of the gland and hormone storage seem not to be the cause of hibernation, but the results (Tashima 1965); in this connection, the hormonal level in the blood is reported to be low or high as well. Contradictory findings regarding the positive or negative reaction of the thyroid gland (and suprarenal cortex) to cold (Popovic 1960, Tashima 1965) may be explained by the presence or absence of a readiness for hibernation. Species differences need not be considered.

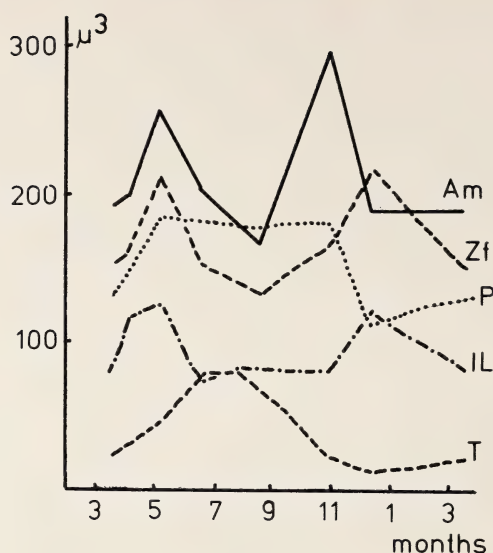


Fig. 26: Seasonal changes of endocrine glands (volumes of nuclei) in bats (*Myotis myotis*, *Rhinolophus hipposideros*). Adapted from Dörfler (1971). Am = adrenal medulla, Zf = zona fasciculata, P = parathyroid, IL = islets of Langerhans, T = thyroid.

C-cells of the thyroid: The parafollicular C-cells contain calcitonin and serotonin. During hibernation they are inactive and store the hormones (Dörfler 1971, Nunez and Gershon 1972). During aestivation the number of the cells is increased. In marmots an annual cycle has not been proved clearly. The lack of calcitonin could contribute to hypercalcemia and hypermagnesemia during hibernation (Stoeckel et al. 1967).

Parathyroid: Histological studies have shown a prehibernatory activity of the gland. Studies of Ca-metabolism seem to confirm this. The annual cycle of parathyroid activity is inverse to the rhythm of the gonads (Kayser 1961), but identical with the C-cell activity (Dörfler 1971).

Pancreas: Based on earlier studies of Suomalainen and his co-workers (1955), it was concluded that insulin plays a major role in inducing hibernation. More recently, this has been questioned (Laurila and Suomalainen 1974, Popovic 1960). The histological evidence of an activation of beta-cells is probably related to the autumnal storage of glycogen and fat—but not directly to the torpor. During hibernation there is no activity in beta-cells (Kayser 1961, Smit-Vis and Smit 1966). But such activity appears at the end of the hibernation season, as well as during arousal (Laurila and Suomalainen 1974, Portius and Rath 1957) and during cold stress in awake hibernators subjected to artificial hypothermia (Weber and Scheufler 1970). Insulin is stored during hibernation (Gabe et al. 1964,

Portius and Rath 1957, Rath 1964, Scheufler and Rath 1967, Laurila and Suomalainen 1974, Thorell et al. 1972). It is definitely decreased or not detectable in the serum of lethargic hedgehogs (Laurila and Suomalainen 1974).

Glucagon is formed in the A-cells. During hibernation these cells are inactive, their nuclei do not swell before arousal in spring or during periodical arousals (Portius and Rath 1957). Glucagon is stored during hibernation, but a small and continuous secretion probably takes place (Smit-Vis and Smit 1966).

Gonads: Studies of the sexual rhythms of hibernators are in agreement (Hoffman 1964 a, Kayser 1961, Saure 1969, Walin et al. 1968, Wimsatt 1969). With the exception of bats, torpor is inhibited during sexual activity (estrus) (Smit-Vis 1972) and lactation, perhaps because the different instinctive behavioural reactions are incompatible with each other. The same is true for the nocturnal lethargy in hummingbirds during the breeding season (Howell and Dawson 1954). Furthermore, pregnant ground squirrels, after a transfusion of blood with the "hibernation trigger", did not enter hibernation until they were separated from their litters (Dawe and Spurrier 1974). Autumnal reduction in sexuality and reactivation during winter involve the gonads (Popovic 1960, Saure 1969, Walin et al. 1968, Wimsatt 1969), the secretion of 17-ketosteroids (Bigelow et al. 1964, Kayser and Schwartz 1960), the gonadotrophins of the hypophysis (Skreb 1955), and the growth of follicles and Leydig cells as well as several secondary sex characteristics (Hoffman 1964 a, Senturia and Johanssen 1972, Walin et al. 1968). The completion of the hibernation season in spring is associated with a general sexual activation. Castration, therefore, can prolong the readiness for hibernation as can an extended exposure to cold, which delays the development of the gonads (Ambid 1971, Richoux and Legait 1975). In lethargic bats, activation of spermatogenesis and Sertoli-cells after application of FSH lasts 5—7 days (Herlant 1967). Timing of the autumnal commencement of hibernation and of the arousal in spring differs somewhat between males and females (Pengelly and Asmundson 1975, Walin et al. 1968), because of the different annual rhythms in the hypophysis. Therefore, readiness for hibernation in males occurs earlier than in females and young ones (Kristoffersson and Soivio 1967). There may be also a lack of the hibernation "trigger substance" in the young animals (Dawe and Spurrier 1974). In general, the hibernation season may be timed by gonadal activity (Richoux and Legait 1975).

Adrenal medulla: Determinations of volume and weight of adrenal glands are contradictory, partially because of the independent alterations in cortex and medulla during hibernation. In the European hamster, the allometric relation between body weight and adrenal weight is unchanged during hibernation (Scheufler and Rath 1967).

The highest levels of catecholamines are found in adrenals during summer (Pengelley et al. 1971). High levels also occur during the preparation for hibernation and at the end of hibernation season (Lew and Quay 1973). The autumnal rise in activity of the medulla is intensified by cold, but especially by the simultaneous involution of the thyroid (Canguilhem and Malan 1969). Measurements of enzyme activity have suggested that during autumn the transformation from noradrenaline to adrenaline is increased, while the sympathetic tone at the beginning of hibernation decreases (Johansson and Senturia 1972 a). During hibernation itself, the medulla probably is inactive (Gabe et al. 1964, Kayser 1961) and the hormones are stored (Lew and Quay 1973, Scheufler and Rath 1967). Even though the renal excretion of catecholamines during torpor is very low, their concentration in the adrenals is decreasing gradually, because of the low rate of synthesis. Simultaneously, the ratio of noradrenaline to adrenaline decreases (Smit-Vis and Smit 1966). The catecholamines are not directly involved in hibernation itself. After demedullation, hibernation is still possible (Petrovic 1960) and the readiness for hibernation is diminished only slightly (Hoffman and Hester 1965). However, during arousal the medulla is always activated (Kayser 1961). In the blood of ground squirrels (*Citellus suslicus*), the concentration of catecholamines increases so much at T_b 15° C that the Straub-heart preparation shows a very strong positive inotropic effect. In contrast, blood of hibernating animals has no effect and blood from fully awake animals is only weakly effective (Turpayev 1948). Blocking the synthesis of noradrenaline in hibernating golden hamsters makes arousal impossible (Feist 1970).

Adrenal cortex: The zona glomerulosa (outermost layer) is increased in width and is probably more active during hibernation (Engel et al. 1957, Poche 1959). This change may account for the increased secretion of renin (Brown et al. 1971, Slonim 1971, Zimny and Levy 1971). The concentration of aldosterone in the adrenals, the renal excretion of aldosterone (Bloch and Canguilhem 1966), width and size of nuclei in the zona glomerulosa (Rath 1964), and the development of the reno-juxtaglomerular apparatus increase with the duration of hibernation and the weight loss of the animals (Kolpakov and Samsonenko 1970). The increased secretion of aldosterone probably counteracts the disturbed Na/K balance at low T_b .

The inner layers of the cortex (zona reticularis and fasciculata) show an autumnal activation by cold (Dörfler 1971, Smit-Vis and Smit 1966), and at the same time, the concentration of 17-hydroxy corticosteroids in plasma rises. During hibernation the activity of the gland decreases, and the level of the hormones in blood declines (Gabe et al. 1964). With continuing hibernation, the inner layers of the cortex increase in width, and the concentrations of the corticosteroids in the gland and in blood (Boulouard 1972, Gabe et al. 1964) as well as the renal excretion of

hormone increase. Under the same conditions in the garden dormouse, the ratio of cortisol to corticosterone is increased (Boulouard 1971). All these changes indicate a progressive activation by the hypophysis that is correlated with the end of the hibernation season.

In vitro experiments with adrenal glands from the garden dormouse and from ground squirrels have shown that during hibernation and at low T_b the gland cannot be activated (or only slightly) by ACTH (adrenocorticotrophin) (Boulouard 1972). On the other hand, the cortex of hibernating *Citellus* reacts markedly to an application of angiotensin II, suggesting that depletion of aldosterone during hibernation occurs by this mechanism (Kolpakov and Samsonenko 1970).—During arousal the activity of the adenohipophysis increases, and also the activity of the ACTH-producing cells (Gabe et al. 1964). Thus the inner cortex becomes activated and the concentrations of cortisol and corticosterone in blood are raised.

Neurohypophysis: Most authors agree that hormone (ADH) is stored during hibernation and that this storage is accelerated during autumn by a short photoperiod (light time) and by cold (Yurisova 1971). In the same way, in contrast to earlier opinions, one can interpret the storage of glycogen in the supraoptical-paraventricular system (Wolff 1970) as indicating a resting stage of these structures during hibernation (Suomalainen and Walin 1972). The stored hormone is secreted only during arousal (Gabe et al. 1964). Simultaneously, the ability to concentrate urine is re-established.

Summary: The endocrine glands of hibernators show an annual cycle with an autumnal involution, a transitory period of increased activity just before entering torpor and a reactivation late in winter. Sexual inactivity is a pre-condition for hibernation, while the involution (state of storage) of the other glands seems to be the result of the torpor itself. During hibernation, reactivation is possible if there is a demand for stabilizing the mineral metabolism at low T_b (parathyroid, zona glomerulosa) to start the arousal (adrenals, endocrine pancreas, thyroid).

IX. Temperature Regulation

Thermoregulatory properties: Awake hibernators react against cold not only by decreasing thermal conductance (piloerection, vasoconstriction), by a rise in metabolism (shivering and non-shivering thermogenesis), by behavioural patterns, but also by a decline in core temperature (Davis 1970, South et al. 1972 b, Weigold 1973). Because the former thermoregulatory abilities correspond with those of other mammals, certain instabilities of T_b (Eisentraut 1955, 1956, Herter 1956, Hock 1960) and "insufficiencies" of physical and chemical regulation (Hildwein 1970, Kayser 1961, Mills et al.

1974, South et al. 1975) are by no means indicators of a primitive state or of a failure. Rather, these animals can utilize the ability to lower the set-point of T_b much more than other mammals.

Most flying foxes (Megachiroptera) show normal temperature regulation (Bartholomew et al. 1964, Kulzer 1963 a, 1963 b, 1965). In contradiction to earlier observations, even Microchiroptera (bats) are homeothermic if they are not in their daily sleep (Davis 1970, Henshaw 1970, Kulzer 1967, Kulzer et al. 1970, Lyman 1970, Stones and Wiebers 1965). Some authors have subdivided the Chiroptera into several types depending on their thermoregulatory capacities (Henshaw 1970, McNab 1969, Studier and Wilson 1970), but these can be strongly modified by adaptation (Kulzer et al. 1970).

Brown adipose tissue: The physiology of brown fat is dealt with in several reviews (Boulouard 1970, Smalley and Dryer 1967, Smith and Horwitz 1969). Certain authors have described the distribution of brown fat in mammals (Rowlatt et al. 1971), its annual rhythm of development, and its histology and biochemistry in hibernators (Burlington et al. 1969, Draskoczy and Lyman 1967, Horwitz 1973, Schierer 1956). This organ may be found in all mammals immediately after birth. In hibernators it is well developed, but is lacking in the echidna (Allison and van Twyver 1972) and in birds. It is involved in non-shivering thermogenesis not only in awake animals but also during arousal from hibernation (Hayward 1971, Heldmaier 1969, Jansky 1973, Merker and Wünnenberg 1974) and daily torpor. It also probably is involved in temperature regulation during hibernation itself, and during artificial hypothermia and rewarming (Andjus 1969, Heller and Colliver 1974). Earlier observations, which indicated a depressing effect of brown fat on metabolism (Kayser 1961) could not be confirmed.

Brown fat contains and stores several hormones (androgens, corticosteroids, catecholamines) (Joel 1975, Linck et al. 1973) and it may be able to synthesize steroids. During hibernation, hormones may be released or used up by the organ itself, thus supporting the extremely high metabolism of this tissue (Draskoczy and Lyman 1967, Joel 1965). Arousal is accompanied by further increase of O_2 -consumption but a decrease of the Q_{10} . Brown fat contains all of the enzymes which are necessary for breakdown and synthesis of fat and glycogen. The activation of brown fat during arousal takes place by sympathetic control and by the endocrine system. This leads to an explosive lipolysis (Heldmaier 1969, Joel 1965) and a loss of fat from the organ (Burlington et al. 1969). This can be prevented by blocking the adrenergic beta-receptors.

Cold adaptation: After cold adaptation or artificial hypothermia, awake hibernators increase their basal metabolism irrespective of the season (Jansky 1965, Kulzer 1965, Malan and Hildwein 1965, Mletzko and Rath 1972 a). Thermal conductance may decrease (Pohl 1965 b). Several species

do not require cold adaptation for the onset of hibernation, but certain other species hibernate only after a period of cold adaptation of 1—10 days or even more, depending on the season (Kayser 1961, Senturia and Johansson 1972). In bats, hibernation and daily sleep lethargy are distinguished from each other by the added cold adaptation. After adaption to room temperature during winter, bats cannot arouse from deep lethargy at low T_a , but they can arouse in summer after a cold adaption lasting about three

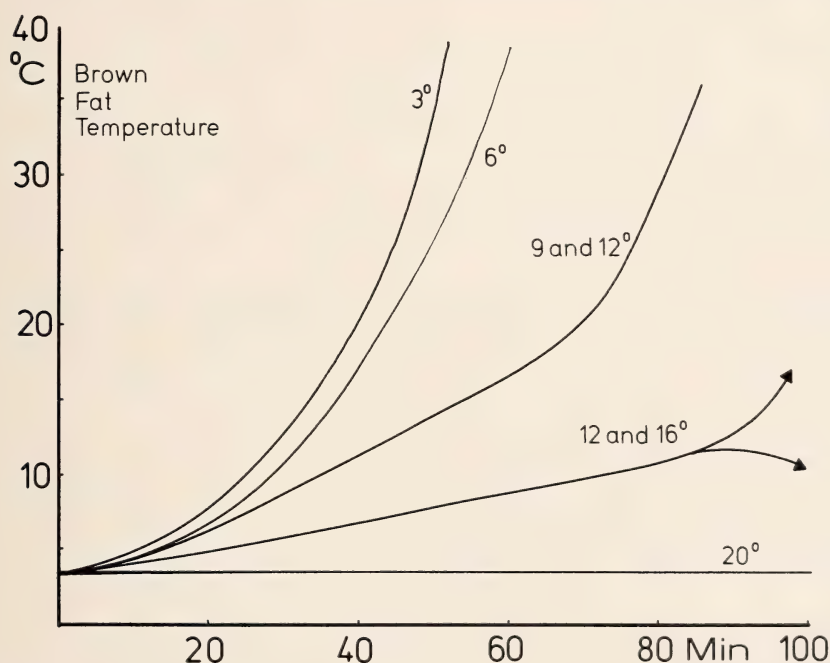


Fig. 27: Rates of body temperature increase in *Myotis lucifugus* acclimatized to different air temperatures. Temperatures taken in interscapular brown fat. The rapid phase of arousal was delayed or absent in bats acclimatized to intermediate temperatures. Rapid and slow phases were absent in bats acclimatized to 20°C. From Henshaw (1970).

weeks (Henshaw 1968, Pohl 1961, Rauch and Beatty 1975). In Australian species of bats, the ability to hibernate and to arouse at low T_a developed after cold adaptation (Kulzer et al. 1970). Obviously hibernation in these mammals depends on the formation of brown fat and the increase in non-shivering thermogenesis (Heldmaier 1969, Pohl 1961). Probably for the same reason, the dormouse requires a cold adaptation to enter hibernation, but not for a period of aestivation (Kayser 1961). It is of interest that the T_b of the poorwill during lethargy falls, as it adapts to cold.

Ambient temperature: Aestivation may even occur at T_a between 27° and 33°C (Bartholomew and Hudson 1960) and hibernation between -5° and 25°C (Eisentraut 1956, Herter 1956), so that there is actually no range in T_a , in which torpor would be impossible. However, a particular T_a may play the role of a cue. For example, several tropical and subtropical bats do not enter lethargy if T_a is lower than 17°C . In these bats, T_b not lower than 17°C is a pre-condition for spontaneous arousal at low T_a (Kulzer 1965). Limits of T_a between 15° and 25°C were also found for torpor in various other species (Bartholomew et al. 1970, Scholl 1974). The European hedgehog and hamster become lethargic easier at T_a 10°C than at 2°C or even than at -8°C (Bartos 1960). Generally, a temperature preference exists for the onset of lethargy, even a preference for a special microclimate (Bats: Davis 1970). If readiness for hibernation is present (Herter 1956) the thermal preferendum may be adjusted to a low T_a . Accordingly, the depth of the sleeping nest below the ground, may be related to the seasonal T_a (Eisentraut 1956, Herter 1956).

Poikilothermy during torpor: In different species hibernation begins with marked periodical fluctuations of T_b in a circadian rhythm (Strum-

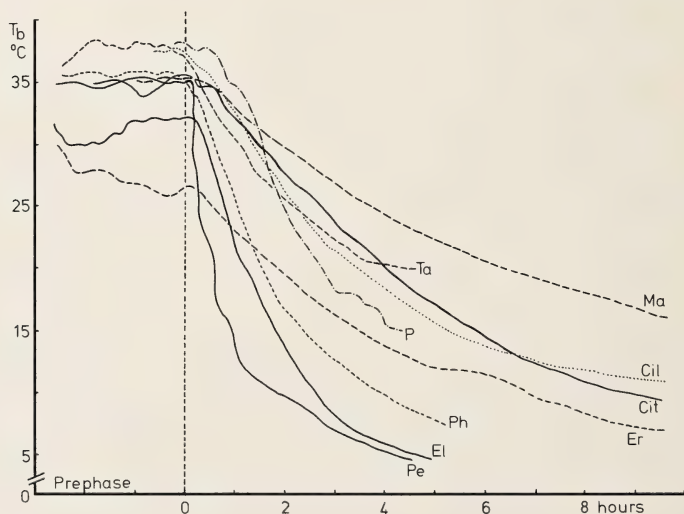


Fig. 28: Drop of body temperature during entrance into hibernation. Pe = *Perognathus longimembris*, 8 g, T_a 3°C (Bartholomew and Cade 1957), P = *Perognathus hispidus*, 40 g, T_a 11°C (Wang and Hudson 1970), Ta = *Tamias striatus*, 95 g, T_a 10°C (Wang and Hudson 1971), El = *Eliomys quercinus*, 190 g, T_a 4°C (Pajunen 1970), Cil = *Citellus lateralis*, 190 g, T_a 6°C (Twente and Twente 1965), Cit = *Citellus tridecemlineatus*, 200 g, T_a 4°C (Lyman and O'Brien 1960), Er = *Erinaceus europaeus*, 680 g, T_a 4°C (Suomalainen and Saarikoski 1970), Ma = *Marmota monax*, 1500 g, T_a 10°C (Lyman 1958), Ph = *Phalaenoptilus nuttalli*, 43 g, T_a 2° – 6°C (Howell and Bartholomew 1959).

wasser et al. 1964) or in shorter periods (Weigold 1973) called "test drops" (Strumwasser 1960). The decrease of the set-point of T_b in mammals is accompanied by vasodilation (Chew et al. 1967, Strumwasser 1969 a) but in birds probably only by a reduction of thermogenesis (MacMillen and Trost 1967 a). The fall in T_b is controlled: It proceeds more slowly than in mammals with hypothalamic lesions (Koski and Conover 1971). The curve is S-shaped (birds: Bartholomew et al. 1957) and frequently wavelike. This is correlated with the temporary phases of shivering, tachycardia and a raised O_2 -consumption (Hudson 1969, Lyman 1965, Strumwasser 1960, Weigold 1973). By applying the Newtonian law of cooling and van't Hoff's law (of the steady state) during torpor, smaller animals owing to their smaller heat capacity and greater surface area cool more rapidly than large ones (Hammel et al. 1968, Lasiewski et al. 1967, Wang 1973). The problem has been discussed by many authors (Kayser 1964 a, Morrison 1960, South and House 1967). This discussion finally led to a mathematical model of cooling for the marmot (Luecke et al. 1971).

The so-called "second homeothermic state": In spite of the "controlled" decrease in T_b at the onset of hibernation, during torpor the animals are poikilothermic. When the minimal T_b falls to just above 0°C , a standard of the depth of hibernation is established. This was realized in principle by Wyss (1932) and described as a "second homeothermy". This state occurs also in lethargy during sleep (diurnal torpor) of kangaroo rats (Mullen 1971) and white-footed mice (Hill 1975) as well as during nocturnal torpor in hummingbirds (Wolf and Hainsworth 1972). This regulation takes place by means of the well known chemical and physical interactions (Davis 1970, Henshaw 1968, 1970, Kayser 1961).

An extreme decrease in T_a however induces arousal. In rare cases the animals become supercooled to -5°C . At this point, they lose the ability of active rewarming but may survive after rewarming passively (Dyer 1968, Mayer W. V. 1960). Although most authors agree in the existence of a hibernation-homeothermy, recently some objections were made (Hammel 1967, Hammel et al. 1968): The hibernatory regulation of T_b would be a rough reflex mechanism only, in the sense of "partial arousal".

The set-point during torpor is specific for each species. In most cases it lies between T_b 8° and 1°C . In addition, temperature adaptation and nutrition may play a role (Bartholomew and Trost 1970, Peiponen 1966), so that the set-point, to a certain degree, is adjustable (Heller 1974, Heller and Colliver 1974, Wang 1973). One can suppose that the attained T_b is identical with the temperature level necessary for active rewarming or maintenance of electrolyte balance (Hudson and Eller 1974). In "classical" hibernators this temperature lies between 0.5° and 5°C . However, in many mammalian species it is between 15° and 20°C , (in bears between 31.2°

and 34°C), and in birds between 1° and 28.5°C (Chew et al. 1967, Hock 1960, Hudson 1969, MacMillen 1965, Rath 1975).

Arousal: Arousal from torpor at low T_a involves an enormous thermoregulatory stress. Activation of the sympathetic system leads immediately to a doubling of the cardiac frequency, to an abdominal vasoconstriction and to a mobilization of brown fat (bats: Kallen 1960, Kulzer 1967, Mejsnar and Jansky 1970, Rauch 1973). However, anatomically, the sympathetic system in bats shows no special features (Webber and Kallen 1968). Increasing blood flow to the brown fat is probably the primary cause of the

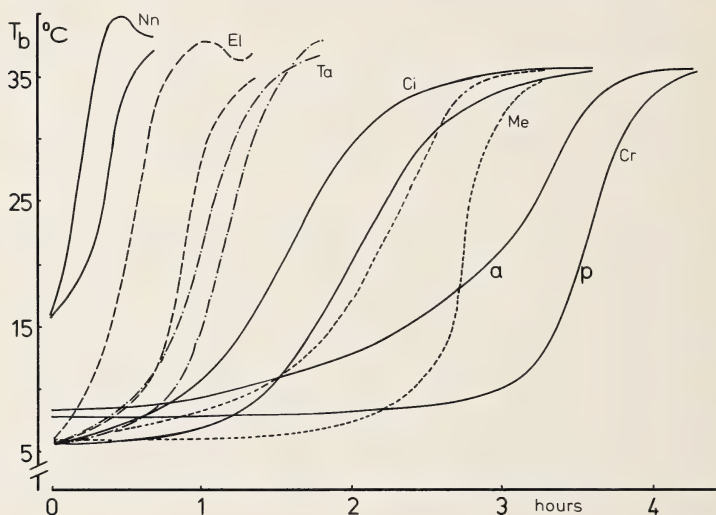


Fig. 29: Increase of T_b during arousal from hibernation; anterior (a) T_b of head or chest, posterior (p) rectal temperature. T_a (except in the bat *Nyctalus*) between 3.5°–6° C. Nn = *Nyctalus noctula* (Kulzer 1969), El = *Eliomys quercinus* (Ambid 1971), Ta = *Tamias striatus* (Wang and Hudson 1971), Me = *Mesocricetus auratus* (Lyman 1948), Ci = *Citellus undulatus* (Feist and Galster 1974), Cr = *Cricetus cricetus* (Rath unpubl.).

differential regional blood distribution between the anterior and posterior parts of the body, and the faster warming of the anterior part compared to the posterior (Rauch 1973). In arousing chipmunks (Wang and Hudson 1971) and in several aestivators (Bartholomew and Hudson 1960, Hudson et al. 1972), the anterior-posterior temperature gradient is absent.

The speedy increase in metabolism during arousal is only possible by a general activation of the endocrine system and by the removal of the inhibition of many enzymes (Zimny and Clement 1961). In this manner, oxydative metabolism increases (Hammel et al. 1968, Wang and Hudson 1971), but simultaneously there is a burst of glycolysis (Ferdmann and

Feinschmidt 1934, Galster and Morrison 1975, Olsson 1972) and a partial uncoupling of oxydative phosphorylation (Roberts and Chaffee 1972). The last phase of arousal is marked by a decreasing lipolysis and an increasing lipogenesis as well as the rebuilding of the brown fat reserves (Ambid 1971, Joel 1965). The energy for this is derived from carbohydrates. The mitochondria of different organs swell (Törö and Viragh 1966).

The first phase of arousal (to about $15^{\circ}\text{C } T_b$) is marked by an increasing muscle tone, but especially by non-shivering thermogenesis in the brown fat and other organs. The second phase is characterized by an enormous shivering. The two mechanisms of thermogenesis can be independently suppressed by sympatholytic agents, and by curare, respectively (Hayward 1971, Heldmaier 1969, Jansky 1973, Joel 1965, Lyman 1965, Mejsnar and Jansky 1970, Smith and Horwitz 1969). The rewarming process lasts 1–4 hours, but it also depends upon the T_a and the initial T_b . In the echidna, which lacks brown fat, arousal lasts about 20 hours (Allison and Twyver

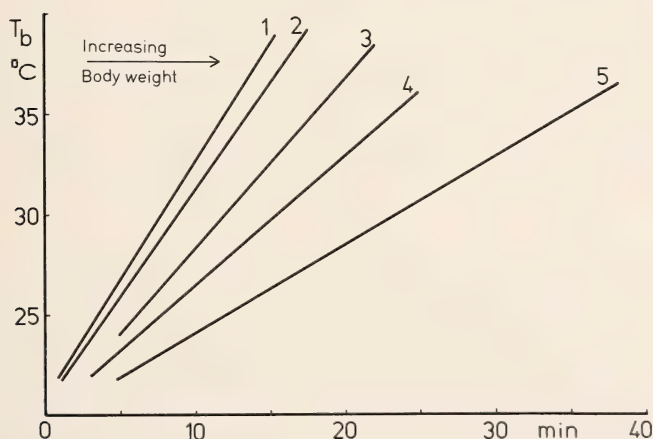


Fig. 30: The increase in body temperature during arousal from torpor in birds (T_a 21° – 23°C). Adapted from Lasiewski et al. (1967). 1 = *Archilochus alexandri* (4 g), 2 = *Eugenes fulgens* (6,8 g), 3 = *Lampornis clemenciae* (8,5 g), 4 = *Patagona gigas* (21 g), 5 = *Phalaenoptilus nuttallii* (40 g).

1972). Bats possess very different thermoregulatory capacities during arousal (Kulzer et al. 1970). Generally, the time of rewarming in smaller species of mammals and birds is shorter than in larger animals (Kulzer 1965, Pearson 1960).

Thermoreceptors: It has been known for a long time that hibernators during torpor react with autonomic reflexes to cold. As in other mammals, these reflexes are elicited especially by stimulation of the head and less

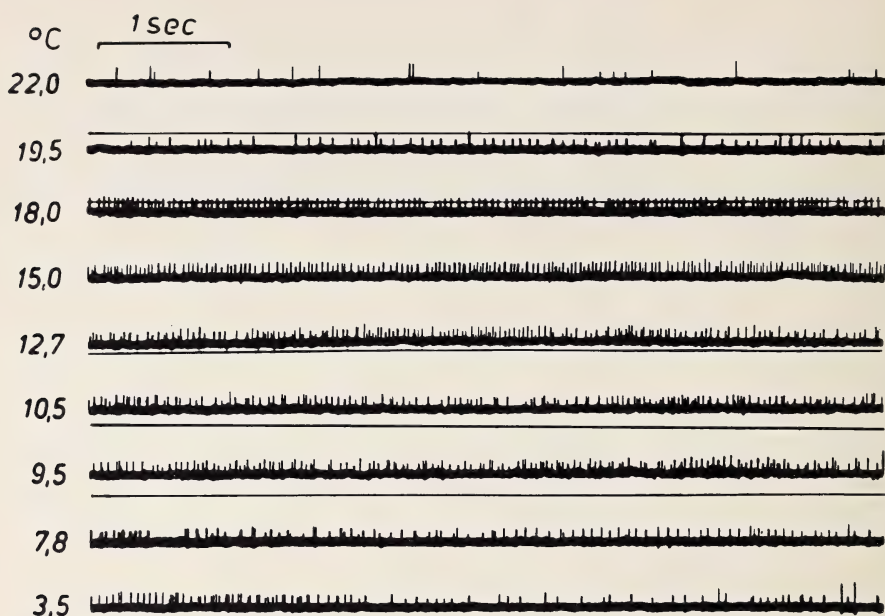


Fig. 31: "Stationary" activity of few cutaneous A δ -cold fibres of the intraorbital branch of trigeminal nerve at cutaneous temperatures between 22° and 3.5° C (*Cricetus cricetus*). From Rath (1967).

by stimulation of the trunk (Lyman and O'Brien 1974, Rath and Hensel 1967). In hibernators, the face is of high thermoregulatory importance (Mletzko and Rath 1972 b). Its thermoreceptors exhibit activity at 0° C or even lower. Equally from diencephalic thermo-receptive structures (as in other mammals) reflexes can be elicited by cooling or warming (Heller and Hammel 1972, Heller et al. 1974, Malan 1969, Mills et al. 1974, South et al. 1975, Williams and Heath 1971), even in torpor at extremely low T_b . Microelectrode recordings from central structures at low T_b are lacking (Boulant and Bignall 1973). — Lethargy cannot be induced by central thermal stimulation. However, central warming in arousing ground squirrels and marmots, immediately leads to a resumption of torpor, to bradycardia, and even to behavioural defense reactions (Heller and Hammel 1972). These reactions generally suggest the existence of a hibernation set-point in T_b . In contrast, central cooling leads to increased thermogenesis or to arousal, especially at lower T_a (Heller and Hammel 1972, Heller and Colliver 1974). Even here an interaction between dominant central and peripheral thermoreceptors is apparent. Curiously in marmots, effective thermoregulation was not apparent until three or four days of continuous hibernation had elapsed (South et al. 1975).

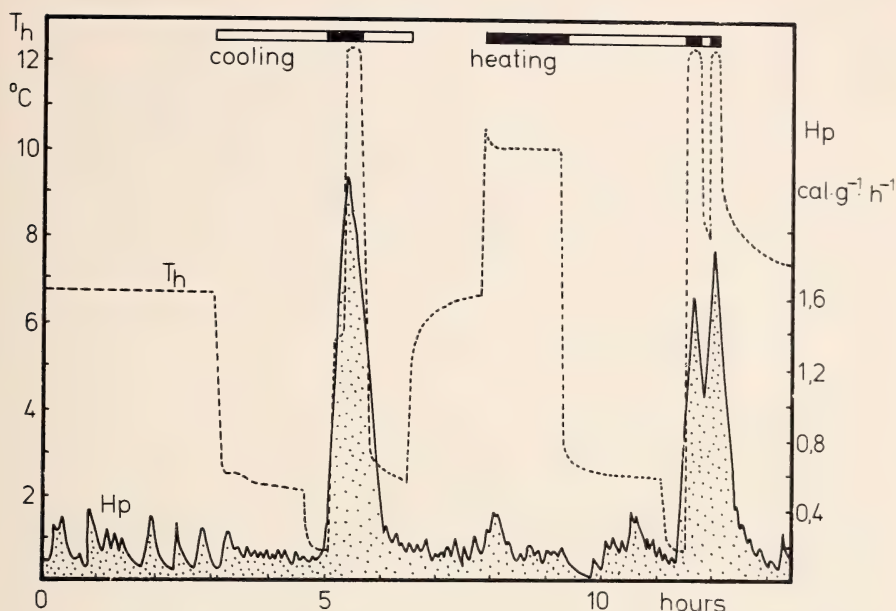


Fig. 32: Arousals induced by cooling and reversed by heating the hypothalamus in deep hibernation. T_a (Calorimeter wall temp.) 6°C ; adapted from Heller and Hammel (1972). T_h = hypothalamic temperature, H_p = heat production.

Central regulation of hibernation: Destruction of the hypothalamus in awake animals interferes with thermoregulation and with the readiness for hibernation (Malan 1969, Rath and Perlick 1953) and so produces an apathy or a form of "drowsiness", but no hibernation (Satinoff 1970). Ventromedial and other hypothalamic lesions are compatible with hibernation and arousal (Rath and Bohn 1975, Mrosovsky 1975). However, lesion of the rostral hypothalamus during hibernation makes arousal impossible or inhibits rewarming (Kluger and Heath 1971, Satinoff 1970). Destructions in the limbic system and hypothalamus inhibit the decrease in T_b during entrance into hibernation, while several other hypothalamic lesions accelerate it (Koski and Conover 1971, Weidler et al. 1974). Thus the limbic system, including the hypothalamus, seems to be involved in regulation of hibernation. Numerous investigations of EEG have shown that the spontaneous electrical activity of the brain decreases with decreasing T_b in an orderly sequence from neocortex, medial thalamus, thalamus, olfactory bulb and finally hippocampus and related limbic structures and the mesencephalic reticular formation (Mihailovic 1972). Arousal proceeds with a faster reappearance of electrical activity in the reverse sequence (Allison and Twyver 1972, Kayser 1961, Kayser and Malan 1963, Rath 1958, Shtark 1965). Thus continuous activity of the neocortex is extinguished and

appears again between 20° and 15° C T_b (exceptions: Strumwasser 1959 b, 1960). During deep hibernation (brain temperature 7° — 8° C), prominent features of the electrical activity in the marmot (Mihailovic 1972) were occasional spindels originating from the frontal cortex and spikes from occipital cortex, with an associated background activity in the hypothalamus and the mesencephalic reticular formation (MRF). Increased activity in the hypothalamus and MRF were observed before the first detectable rise in brain temperature at the beginning of arousal. The idea of a limbic and possibly hypothalamic control of hibernation and arousal is partially based on EEG-investigations (Heller and Colliver 1974, Heller et al. 1974, Luecke et al. 1971, South et al. 1972 b).

Mammals assist temperature regulation by instinctive and learned behaviour. Hypothermic rats even learn to switch on a heater. Hibernators in artificial hypothermia however are unable to do this. By contrast, electrical self-stimulation experiments are possible in *Citellus* at $24,7^{\circ}$ C T_b (Mrosofsky 1966). During hibernation, the instinctive and learned performances of several species are quite good. Marmots correct their resting posture depending on T_a , and in contrast to European hamsters, hedgehogs (*Hemiechinus*) and bats, they do not lose their tameness (Eisentraut 1956). *Citellus* at 1° C T_b learn not to wake even after intensive mechanical stimulation (Pengelley and Fisher 1968). After arousal they even remember previously fixed engrammes (Mihailovic et al. 1968).

Luecke and South (1972) have recently discussed the problems of thermoregulation during hibernation proposing a model from Hammel (1967). The physiological fine structures are hi- Q_{10} and lo- Q_{10} neurons in the hypothalamus. They synapse with motor neurons which may be facilitated or inhibited in order to generate a thermoregulatory response (vasoconstriction, shivering, panting). Axons of the peripheral warm and cold receptors synapse also with the sensory neurons. A change in temperature causes an increase in the firing rate of either the hi- or lo- Q_{10} receptors. Entry into hibernation occurs by an active and powerful synaptic inhibition of the lo- Q_{10} sensors. The suppression of their activity begins to fail when low temperatures near freezing are approached. Then their increased firing rate would lead to some degree of thermogenesis and to a rise in brain temperature, which in turn would permit again an inhibition. A low temperature set-point could be created, variable on both a long and a short time basis. Thus, two stages of entry into hibernation are proposed: a resistance phase, consisting of cyclical interactions between excitatory and inhibitory mechanisms, and a compliance phase during which the inhibitory function is imperatively imposed. The initiation of the latter is signalled by peculiar outbursts of electrical activity of the limbic system including hippocampus and preoptic area.

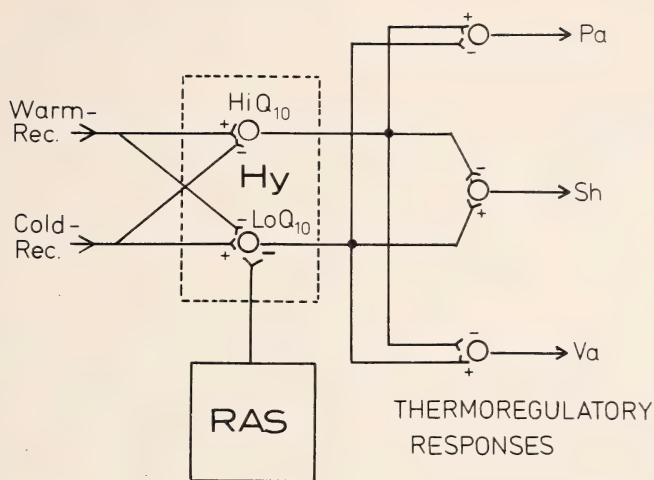


Fig. 33: Proposed model for thermoregulatory system for hibernators (adapted from Luecke and South 1972). Neurons in the hypothalamus (Hy) having firing rates which are strongly temperature dependent ($Q_{10} \gg 1$) over the range of normal T_b ($= \text{Hi } Q_{10}$ — sensory neurons). The $\text{Lo } Q_{10}$ — sensory neurons are assumed to have firing rates over the range of T_b ; they are not strongly temperature dependent. Both synapse with and facilitate or inhibit the neurons which activate regulatory responses. Hammel (1967) suggests that the cold sensory neurons could be suppressed during hibernation by an inhibitory signal from the reticular activating system (RAS) which would remove central control over T_b .

Throughout the period of deep hibernation active thermoregulatory control is present (defense against cold). The subcortical structures remain in active control. Their electrical activity is characterized by intermittent localized bursts or spikes. The nature of the stimuli responsible for spontaneous arousal is still moot. No specific electrical activity in the brain has been found which induces the arousal process; once initiated, it is coordinated by the limbic system and may be expressed as a generalized sympathetic discharge (South et al. 1972 a).

Summary: Beside the physical, chemical and behavioural temperature regulation, hibernators possess the ability to voluntarily lower the T_b . Brown fat plays a role as a source of thermogenesis in awake mammals, during arousal and probably during torpor itself. Cold adaptation raises the basal metabolism and simultaneously, in several species, increases the readiness for hibernation. Torpor may start at low and at high T_a . The fall of T_b is controlled. During deep torpor, temperature regulation is possible. The peripheral and central thermoreceptors are still excitable at 0°C . In several species, central regulation during hibernation originates mainly from the mesencephalon, while in others it originates from the diencephalon and from the limbic system.

X. Function of Sense Organs

Because of the high resistance of nerve fibres to cold, the conduction of sensory impulses at low T_b is readily possible (Boldt and Biewald 1971, Kehl and Morrison 1960, Rath and Bohn 1975). However during torpor, the sense organs presumably have only an arousal function exciting the reticular activating system (Beckman et al. 1976). For this purpose, it may be sufficient if the receptors become excited at low T_b and if the afferent impulses induce a reflex arousal via the brain-stem. The effectiveness of tactile, thermal and pain stimuli has been known for some time, and can be confirmed by the recording of action potentials in European hamsters (Rath and Hensel 1967). The thermal dependence of the discharge frequency of mechanoreceptors is remarkably low (Boldt and Biewald 1971). The effectiveness of acoustic signals in ground squirrels and in marmots is evident from their reflex actions (Strumwasser 1960) and evoked cortex potentials (Kayser 1961). Deafness facilitates or deepens the torpor in chipmunks (Wang and Hudson 1971). Probably there are differences between species, because bats seem to be deaf below $12^\circ\text{C } T_b$, but the midbrain "sonar center" is excitable even at $5^\circ\text{C } T_b$ (Howell et al. 1975). In the awakening European hamster, the eye first reacts electrically above $10^\circ\text{C } T_b$, the pupillary reflex first functions at 15°C and the normal electroretinogram appears at 25°C (Biewald 1967 b). If hibernators are not aroused by noise (Folk 1960) or by rotation, and if no cardiac reflexes and no inhibition of shivering (Rath 1958) can be induced at low T_b , it does

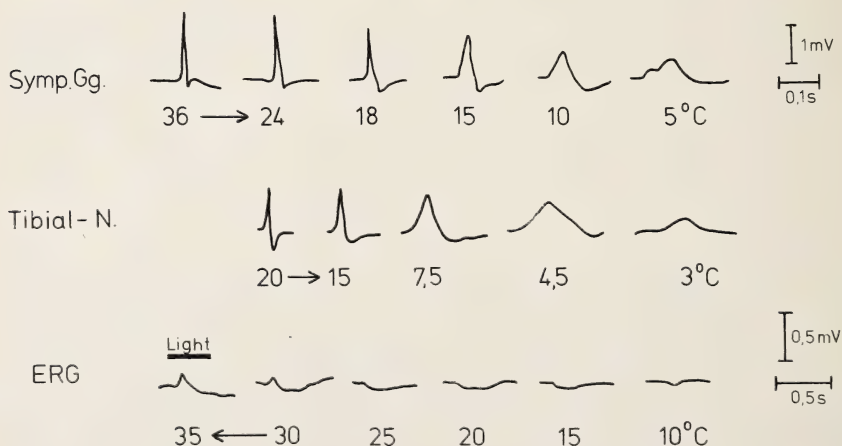


Fig. 34: Excitability in hibernators. Effect of temperature on the postganglionic action potential of an isolated sympathetic ganglion of *Erinaceus europaeus* (from Saarikoski 1969), on the action potential of the isolated tibial nerve of *Mesocricetus auratus* (from Chatfield et al. 1948) and on the electroretinogram of arousing *Cricetus cricetus* (from Biewald 1967).

not follow that the sense organs are not functioning, because integrative attainments of the central nervous system may prevent this.

Summary: Some of the sense organs, especially receptors in the skin and the auditory sense, are functioning during hibernation and therefore are qualified to induce arousal.

XI. Biological Rhythms

Annual cycle: Mechanisms by which hibernators synchronize the timing of their behaviour with the changing seasons are still poorly understood. In a recent study (Pengelley and Asmundson 1972) which elucidate the problem, the interrelationship of body weight and hibernation periods was investigated in *Citellus lateralis* for nearly four years. There seems good reason to suppose that the underlying mechanism of the animal's ability to synchronize its behaviour with the changing environmental conditions is an endogenous circannual rhythm. This hypothesis was confirmed by Heller and Poulson (1970), who kept ground squirrels under constant laboratory conditions for 33 months. They were able to measure 17 free-running circannual periods with a mean of 51 weeks (358 days). All data fit the criteria for a circannual rhythm with the exception that there is as yet no exact knowledge of the "Zeitgebers". Temperature and light have been implicated as potential "Zeitgebers" (Drescher 1967, Pengelley and Asmundsen 1970). Within the genus *Citellus* there are species, in which the photoperiod plays little if any role (Pengelley 1967), while in other species and in the golden hamster the readiness to hibernate is stimulated by short daylength. A short daylength also stimulates aestivation (Morris and Morrison 1964). Total darkness (DD-conditions) is especially effective on

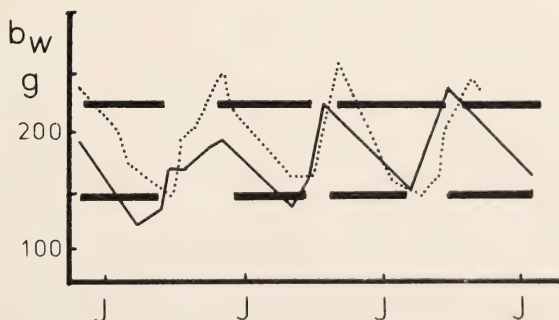


Fig. 35: Interrelationship of body weight (b_w) in g and whole hibernation periods (black bars) of two animals (*Citellus lateralis*) for nearly four years. Upper animal (T_a 12° C), lower animal (T_a 3° C); both with artificial photoperiod of 12 hours. Adapted from Pengelley and Asmundson (1972). J = January.

the lethargy of birds (Bartholomew et al. 1957, Dawson and Hudson 1970, Lasiewski 1964) but not on the hibernation of the dormouse (Kayser and Hildwein 1969). In these animals continuous light (LL) and long-day conditions inhibit torpor (Morris and Morrison 1964). Induction of torpor within certain ranges of T_a , by water deprivation and by food shortage has been discussed above. If the endogenous readiness is high, such signals are probably unnecessary (Yousef and Bradley 1971).

The onset of hibernation is introduced by a preparatory behaviour (preparation of winter quarters, hoarding of food, hyperphagia, migration in bats). Thus, hibernation and aestivation can be interpreted as instinctive behaviour (consummatory behaviour) (Herter 1956). Like instincts, the hibernation patterns are hereditary for species, races and tribes (Chaffee 1966, Pajunen 1974). They are not lost by geographical transposition (Hildwein 1970) or by reversal of the annual light cycle (Morris and Morrison 1964). The hibernation rhythm therefore is endogenous (Heller and Poulson 1970, Kayser and Heusner 1967, MacMillen and Trost 1967 b, Strumwasser et al. 1970). However, ecological factors play a role in initiating the hibernation season (Pengelley and Asmundson 1975, Yousef and Bradley 1971). According to various authors, learning processes are involved in the onset of hibernation (Kalabukhov 1956) similar to the conditioning to low oxygen pressure hypothermia (Bullard et al. 1960).

Circadian rhythms: The circadian rhythms of T_b , motor activity and basal metabolic rate, are endogenous. The length of the period is about 24 hours, but it is prolonged in the dormouse by a cold environment (Pohl 1965 a). The same is true for the European hamster during autumn (Mletzko and Raths 1972). The active phase (α -phase) is generally shortened because of the increasing necessity for sleep from summer to autumn (Kayser and Hildwein 1969). In Madagassian hedgehogs (Tenrecidae) cold changes the length of the α -phase (Herter 1962, 1964 a).

Hibernation and daily torpor begin during the inactive (resting) phase (θ -phase) (Dawson and Hudson 1970, Pohl 1961, 1964, Wyss 1932). In several species, circadian changes in T_b precede the torpor (Strumwasser 1960, Strumwasser et al. 1964), and even during hibernation, circadian fluctuations of T_b , O_2 -consumption, respiration and cardiac frequency are observed, but disappear at extremely low T_b (Kayser and Heusner 1967, Menaker 1959, 1961, Pohl 1961, 1964, 1965 a). The circadian oscillations of adrenaline and noradrenaline concentrations in the adrenals and in the spleen of hibernating golden hamsters are greater than in awake animals (Lew and Quay 1973). In the dormouse, even circadian fluctuations of the enzymatic activities of gut, liver and pancreas persist during hibernation (Sauerbier 1976).

Arousal from lethargy usually takes place during the "Zeitgeber"-dependent α -phase of the normothermic state (Folk 1960, Johansen and

Krog 1959, Strumwasser 1960, Suomalainen and Saarikoski 1970). Some of these findings may be accidental, because free running circadian rhythms may be somewhat longer or shorter than 24 hours. Consequently, during torpor with no "Zeitgeber", there is after several days a marked phase shift or even a reversal of the daily light-dark cycle. Therefore, light-active hibernators might arouse during the night and dark-active animals during the day (Mletzko and Raths 1972 a).

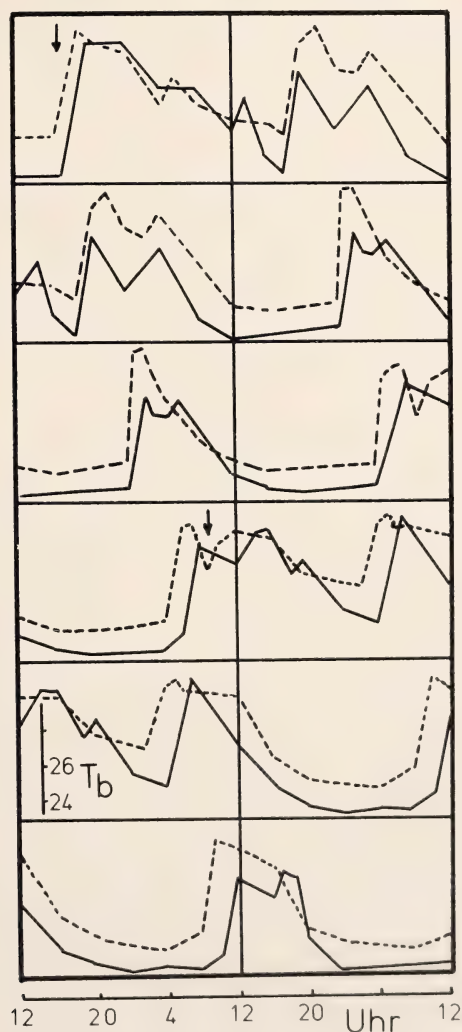


Fig. 36: Circadian rhythm of body temperature in two tenrecs (*Echinops telfairi*) under constant light conditions (LL); \rightarrow = food was offered. From Scholl (1974).

Lethargy and normothermic sleep: The change between asleep and awake is one of the best known circadian rhythms. Every kind of lethargy develops from normal sleep. From the muscle tone in the neck as well as from the EEG, it can be ascertained that hibernation begins during the slow wave sleep (Satinoff 1970, South et al. 1969, Wang and Hudson 1971). However, in marmots at T_b of 20° C an alternating change from slow wave to REM-sleep can be proved (South et al. 1969).

According to the monoamine theory of Jouvet (1972) the rhythm between asleep and awake may be controlled by biogenic amines which are released by and act on the central nervous system. But according to Myers and Buckman (1972) these substances together with Ca also play a role in temperature regulation. Jouvet states that the chemical reactions controlling the sleep and waking state, originate from the mesencephalon and from the pons. Slow wave sleep is initiated by serotonin moving from the anterior raphe nuclei of the pons to the pre-optic area and by inhibition of the alerting system in the tegmentum and the substantia nigra. REM-sleep originates from the caudal serotonergic raphe nuclei and includes the noradrenaline system of the caudal pontine locus coeruleus. The system of alertness is partially noradrenergic (anterior locus coeruleus) and partially dopaminergic (substantia nigra).

The results from the injection of chemicals into the diencephalon of hibernators like those in other mammals (outline: Hensel et al. 1973) are contradictory. Ca induces preparatory and prehibernatory behaviour and hypothermia but no real hibernation (Hanegan and Williams 1975, Myers and Buckman 1972). Adrenaline and carbachol decrease (Jacobs et al. 1971, Mrosovsky 1974 b), whereas noradrenaline decreases or increases somewhat the T_b and serotonin raises it (Beckman and Satinoff 1972, Mrosovsky 1974). However, hibernation does not develop.

The concentration of central transmitters was studied in part histochemically (fluorescence), in part chemically. The dopamine system (behaviour-wakefulness) is probably inactive during hibernation (Barry 1971). Because noradrenaline may play a role in the system of wakefulness as well as in the REM-sleep, interpretations are very difficult. Most results suggest a decrease in brain noradrenaline before the torpor begins or a blocking of its synthesis by low T_b (Feist and Galster 1974). The inhibition of the central noradrenergic neurons probably is the first step in the beginning of hibernation (Draskoczy and Lyman 1967), whereas arousal is accompanied by an increase of hypothalamic catecholamines (Feist and Galster 1974). Therefore, noradrenaline seems to be a "thermogenic mediator".

The serotonin system (slow wave sleep) is active during hibernation and aestivation (Barry 1971). The serotonin concentration of the hippocampus and hypothalamus is highest during prehibernation but dimin-

ishes after onset or during continuous lethargy (Jansky and Novotna 1974, Kudrjavitseva 1973, Spafford and Pengelley 1971). Low values may occur at low T_a during wakefulness or during arousal processes (Feist and Galster 1974, Jansky and Novotna 1974, Kudrjavitseva 1973). The significance of the serotonin system lies in the fact that with serotonin inhibitors, hibernation can be prevented (Constantinidis et al. 1970, Jaeger 1971, Spafford and Pengelley 1971), as it can be by destruction of the median raphe nuclei. On the other hand, reserpine and serotonin lengthen the arousal from hibernation (Faure 1973, Popova 1975). According to these findings serotonin is related to the slow wave sleep, and acts in hibernation as a "cooling transmitter".

It is still uncertain if some other chemical substances trigger the onset of hibernation. This is suggested by the induction of a hypothermic sleep in the cat and in the dog by the injection of an extract from the brains of various hibernating mammals. Similar results were obtained from rats after using the brain of aestivating lungfishes (*Protopterus aethiopicus*: Swan et al. 1969). Perhaps in these actions, gamma-amino butyric acid plays a role. Its concentration in the brain increases during hibernation (Kristoffersson and Broberg 1970, Nelson et al. 1973). The existence of hibernation inducing substances in the lymphatic tissues and in brown fat (Kayser 1961) is very dubious.

Recently in *Citellus*, even in infants, the torporous state could be induced by infusion of blood, preserved blood, serum, serum-dialysate and washed blood cells from hibernating ground squirrels and marmots. However, the triggering substance is not formed in awake animals during cold adaptation, but only during torpor itself (Dawe and Spurrier 1972, 1974). This would agree with the concept of Hess: "Sleep produces sleep". The theory suggests an interaction between trigger and inhibitory molecules (Dawe and Spurrier 1974).

Triggering of arousal: The length of a hibernation bout lasts from a few days to several weeks. A bout lasts longer, the lower the T_b (Jaeger 1974, Kristoffersson and Soivio 1964, 1967, Lyman 1965, Petrovic 1960). The same is true for the daily sleep lethargy. Perhaps the "torpor-quantity" (duration $\times T_b$), analogous to the quantity of sleep, is a constant factor. Because of the effectiveness of van't Hoff's law and the fact that the kidneys do not function efficiently, this quantity is proportional to the quantity of metabolites which are formed during torpor. Such alterations in the "milieu interieur" have already been mentioned. They consist of a rise of Ca, Mg and acids in blood, a decrease of blood sugar, a fall in levels of energy-rich phosphates and vitamins, hypoxia, urea accumulation, alterations in the hormone levels and enzymatic activity, formation of creatinine (Lis et al. 1972) and production of adenylyl-cyclase and the formation of cyclic AMP (Twente et al. 1970). This "metabolism hypothesis" fits well with the fact

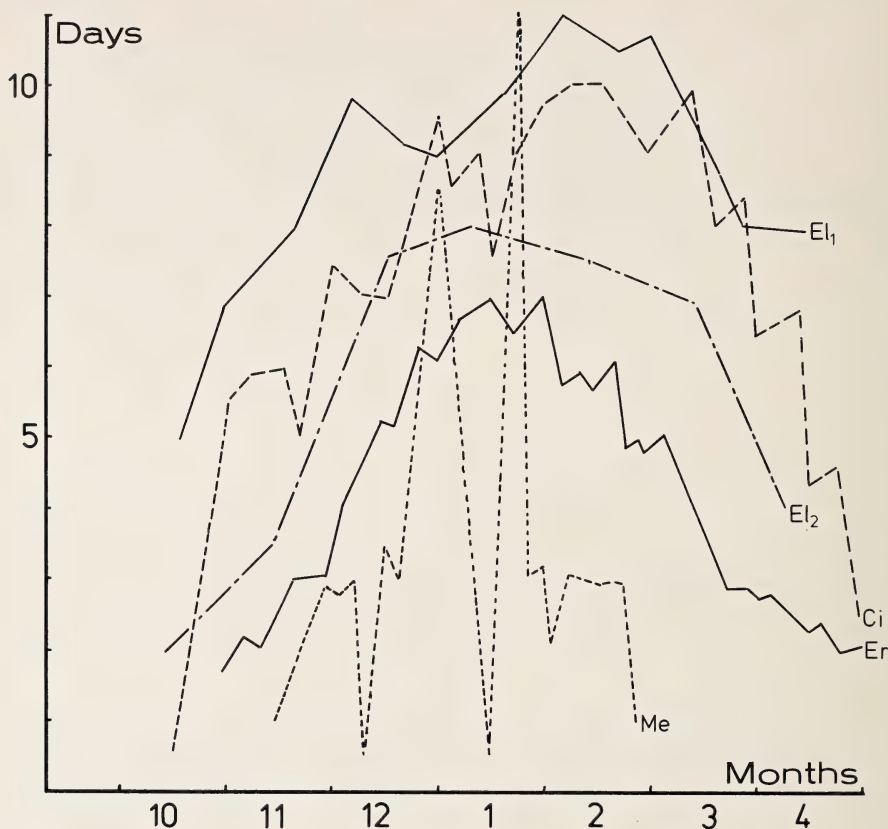


Fig. 37: Duration of hibernation bouts with respect to the annual season. Ci = *Citellus lateralis*, average curve (Strumwasser et al. 1964), El₁ = *Eliomys quercinus*, average curve (Pajunen 1970), El₂ = *Eliomys quercinus* (Gabe et al. 1964), Er = *Erinaceus europaeus*, average curve (Kristoffersson and Soivio 1967), Me = *Mesocricetus auratus* (Pohl 1961).

that an increasing sensitivity to arousal is correlated with the progressive lengthening of the bout. This is true for the excitation of receptors as well as for excitation by the injection of salt solutions, drugs or hormones (Twente and Twente 1968). Inhibition of periodical arousal, perhaps by destruction of the pre-optic area, leads within ten days of hibernation to death (Satinoff 1970). However Satinoff concludes from that, that "arousals are programmed by the initial amount and rate of dissipation of a central inhibitory transmitter" and not by an accumulation of metabolites.

The increasing length of hibernation bouts from autumn to midwinter and the decreasing length in spring at constant T_a conditions (Jaeger 1974, Kristoffersson and Soivio 1964, Twente and Twente 1967) cannot be deter-

mined by T_b alone. Here the seasonal alterations in hormonal balance could play a role (Pengelley and Asmundson 1975). As a third factor, instinctive and learned behaviour could be important because the length of the torpor bouts increases with the amount of stored or consumed food (Mrosovsky and Barnes 1974).

The earlier concept that the filling of the bladder could be the real stimulus for arousal, surely is not true. A new attempt to interpret the arousal timing by reflexes was undertaken by Lyman and O'Brien (1969). It is known (Lyman 1965, Weigold 1973) that the first reaction to a stimulus for arousal consists of a burst of muscle action potentials, followed by a reflex inspiration and cardioacceleration. The same reactions were obtained after infusion of acids, bases or acetylcholine via a chronic cannulation of the aorta. The reaction of muscles is greater, the more T_b decreases. Lyman could show by combination of different methods (using hibernating spinal preparations of *Citellus*, sectioned at C_1), including blocking with hexamethonium and curare, destruction of the spinal cord, and thermal stimulation of pain receptors in the back, that the reflex reaction of muscles was increased not only by a rise in muscle sensitivity (cold denervation: Moravec et al. 1973), but also that the reflex is elicited by stimulation of (unknown) receptors via the changed "milieu interieur". The excitation of receptors at very low T_b is possible in hibernators.

Summary: The endogenous circadian and annual rhythms of the different lethargic conditions are synchronized with the daily and annual cycles of the earth. However, knowledge about the interaction between endogenous and exogenous factors is almost totally lacking. It is possible that different timing mechanisms are involved in the daily and seasonal torpor. The lethargic state probably originates from slow wave sleep, in the course of which the serotonin system of the brain stem is of significance. Spontaneous arousal results from a reflex awakening effect which is initiated by the continuously changing "milieu interieur" activating unknown receptors.

Acknowledgement

The authors wish to express their thanks to all colleagues for help in preparing the manuscript. We are grateful for correction of the manuscript to Dr. John E. Nelson, Zoology Department, Monash University, Clayton, Vic. Australia.

We used about 1200 references for this review and we are sorry that only a small selection of them could be accepted for the reference list.

References

- Addis, J. A., G. M. Wenberg, and J. C. Holland (1973): Electrophoresis of the hemoglobin of three animals in the hibernating and non-hibernating state. *Comp. Biochem. Physiol.* 44 A: 1251—1255.
- Adelstein, S. J., and C. P. Lyman (1968): Pyrimidine nucleoside metabolism in mammalian cells: an in vitro comparison of two rodent species. *Exper. Cell. Res.* 50: 104—116.
- Agid, R., and R. Sicart (1969): Rôle de la thyroïde dans la régulation glycémique chez le Hamster doré. *C. R. Acad. Sc., Paris, Sér. D*, 269: 1551—1553.
- Allison, T., and H. van Twyver (1972): Electrophysiological studies of the echidna, "*Tachyglossus aculeatus*". II. Dormancy and hibernation. *Arch. Ital. Biol.* 110: 185—194.
- Aloia, R. C., and E. T. Pengelley (1971): Ultrastructure of the ventricular tissue of the hibernating ground squirrel, *Citellus lateralis*, in relation to the physiology of the hibernator's heart. *Comp. Biochem. Physiol.* 38 A: 517—524.
- Alpert, N. R., B. B. Hamrell, and W. Halpern (1972): Mechanical properties of isolated papillary muscle from the thirteen-lined ground squirrel. In: *Hibernation and Hypothermia, Perspectives and Challenges*, South, F. E., J. P. Hannon, J. R. Willis, E. T. Pengelley, and N. R. Alpert, Eds., Amsterdam: Elsevier, 421—455.
- Ambid, L. (1971): Modifications métaboliques en relation avec l'hibernation et les réveils périodiques du Lérot (*Eliomys quercinus* L.) *Sci. nat. D. Thesis*, Univ. of Toulouse.
- Ambid, L. (1975): Suppression de l'involution estivale des gonades par exposition précoce au froid (6° C) chez le Lérot mâle. *J. Physiol. Paris* 71: 123.
- Amon, H., W. Kühnel, and G. Petry (1965): Untersuchungen an der Niere des Siebenschläfers (*Glis glis* L.) im Winterschlaf und im sommerlichen Wachzustand. III. Die glomeruläre Permeabilitätssteigerung und ihre submikroskopische Grundlage. *Z. Zellforsch.* 65: 777—789.
- Andjus, R. K. (1969): Some mechanisms of mammalian tolerance to low body temperatures. *Symp. Soc. Exper. Biol.* 23th: Dormancy and Survival, 351—394.
- Andjus, R. K., O. Matic, M. Petrovic, and V. Rajevski (1964): Influence of hibernation and the intermittent hypothermia on the formation of immune hemagglutinins in the squirrel. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 71: 27—36.
- Andjus, R. K., T. Circovic, R. Genci, V. Milosevic, and M. Petrovic (1971): Brain metabolism and tolerance of hypothermic hibernators and non-hibernators to anoxia: In: *Hibernation Symposium IV, Abstracts vol. papers*, South, F. P., J. W. Hannon, J. R. Willis, E. T. Pengelly and N. R. Alpert, Eds., Aspen, 3.
- Andrus, W. D. (1969): The effect of temperature on the beating rate of rodent heart cells in culture. *Am. Zoologist* 9: 238.
- Andrus, W. D., S. E. Starr, and R. R. Strathmann (1965): Red cell and plasma sodium and potassium in the San Diego pocket mouse during hibernation. *J. Cell. Comp. Physiol.* 65: 415—418.

- Angelakos, E. T., M. P. King, J. T. Maher, and R. Burlington (1971): Adrenergic innervation of the heart in hibernating and non-hibernating species. In: Hibernation Symposium IV, Abstracts vol. papers, South, F. P., J. W. Hannon, J. R. Willis, E. T. Pengelley and N. R. Alpert, Eds., Aspen, 22.
- Armour, J. A., W. A. Spurrier, and A. R. Dawe (1974): Contractility of the in situ hibernating marmot ventricle. *Comp. Biochem. Physiol.* 47 A: 811—820.
- Augee, M. L., E. H. M. Ealey, and H. Spencer (1970): Biotelemetric studies of temperature regulation and torpor in the echidna, *Tachyglossus aculeatus*. *J. Mammal.* 51: 561—570.
- Barnes, D. S., and N. Mrosovsky (1974): Body weight regulation in ground squirrels and hypothalamically lesioned rats: Slow and sudden set-point changes. *Physiol. and Behav.* 12: 251—258.
- Barr, R. E., and I. A. Silver (1972): Oxygen tension in the abdominal cavity of hedgehogs during arousal from hibernation. *Resp. Physiol.* 16: 16—21.
- Barry, J. (1971): Etude histophysiologique des monoamines centrales chez le Léro (*Eliomys quercinus*) en phase d'estivation et de préhibernation. *C. R. Soc. Biol. (Paris)* 165: 853—856.
- Bartels, H., R. Schmelzle, and S. Ulrich (1969): Comparative studies of the respiratory function of mammalian blood. V. Insectivora: shrew, mole and nonhibernating and hibernating hedgehog. *Respir. Physiol.* 7: 278—286.
- Bartholomew, G. A., and T. J. Cade (1957): Temperature regulation, hibernation and aestivation in the little pocket mouse, *Perognathus longimembris*. *J. Mammal.* 38: 60—72.
- Bartholomew, G. A., W. R. Dawson, and R. C. Lasiewski (1970): Thermoregulation and heterothermy in some of the smaller flying foxes (Megachiroptera) of New Guinea. *Z. vgl. Physiol.* 70: 196—209.
- Bartholomew, G. A., G. A. Howell, and T. J. Cade (1957): Torpidity in the white-throated swift, Anna hummingbird, and poor-will. *Condor* 59: 145—155.
- Bartholomew, G. A., and J. W. Hudson (1960): Aestivation in the Mohave ground squirrel, *Citellus mohavensis*. In: *Mammalian Hibernation*, Lyman, C. P. and A. R. Dawe, Eds., *Bull. Mus. Comp. Harvard Coll.* 124: 193—208.
- Bartholomew, G. A., and J. W. Hudson (1962): Hibernation, estivation, temperature regulation, evaporative water loss, and heart rate of the pigmy possum, *Cercaetus nanus*. *Physiol. Zool.* 35: 94—107.
- Bartholomew, G. A., P. Leitner, and J. E. Nelson (1964): Body temperature, oxygen consumption, and heart rate in three species of Australian flying foxes. *Physiol. Zool.* 37: 179—198.
- Bartholomew, G. A., and R. E. MacMillen (1961): Oxygen consumption, estivation, and hibernation in the kangaroo mouse, *Microdipodops pallidus*. *Physiol. Zool.* 34: 177—183.
- Bartholomew, G. A., and C. H. Trost (1970): Temperature regulation in the speckled mousebird, *Colius striatus*. *Condor* 72: 141—146.
- Bartos, Z. (1960): Reaction of hibernators to various low temperatures of the environment. *Nature (London)* 185: 251—252.

- Baudinette, R. V., (1974): Physiological correlates of burrow gas conditions in the California ground squirrel. *Comp. Biochem. Physiol.* 48 A: 733—743.
- Baumber, J., F. E. South, L. Ferren, and M. L. Zatzman (1971): A possible basis for periodic arousals during hibernation: Accumulation of ketone bodies. *Life Sciences* 10: 463—467.
- Beckman, A. L., and E. Satinoff (1972): Arousal from hibernation by intra-hypothalamic injections of biogenic amines in ground squirrels. *Am. J. Physiol.* 222: 875—879.
- Beckman, A., E. Satinoff, and T. L. Stanton (1976): Characterization of midbrain component of the trigger for arousal from hibernation. *Am. J. Physiol.* 230: 368—375.
- Belov, L. N., and L. A. Semenova (1971): Morphological characteristics of seasonal changes in myocardium in *Citellus erythrogenys*. In: *Hibernation and Seasonal Rhythms of Physiological Functions* (russ., engl. summ.), Slonim, M. N., Ed., Novosibirsk: Publ. House „Nauka“, Siberian Branch, 56—67.
- Belskaya, I. P., and M. N. Khachatryan (1971): Hyaluronidase activity of digestive tract tissues in *Citellus erythrogenys* under different physiological conditions. In: *Hibernation and Seasonal Rhythms of Physiological Functions* (russ., engl. summ.), Slonim, M. N., Ed., Novosibirsk: Publ. House „Nauka“, Siberian Branch, 82—90.
- Bidet, R., M. M. Leclerc, and C. Kayser (1965): Effet de la température sur le degré d'hydratation et la teneur en Na et K de coupes de cortex rénal de rat et de Hamster (*Cricetus cricetus*). *Arch. Sci. Physiol.* (Paris) 19: 247—257.
- Biewald, G. A. (1967 a): Der Einfluß der Nebennierenexstirpation auf die Herz-vaguswirkung beim winterschlafenden und hypothermischen Feldhamster. *Wiss. Z. Univ. Halle* 16 M: 239—251.
- Biewald, G. A. (1967 b): Das Elektretinogramm beim winterschlafenden und hypothermischen Feldhamster. *Wiss. Z. Univ. Halle* 16 M: 299—314.
- Biewald, G. A. (1974): Reflex effects of cardiac vagal receptors in the European hamster during arousal from hibernation. In: *Depressed Metabolism and Cold Thermogenesis*, Jansky, L. and X. J. Musacchia, Eds., Symposium Prague (abstracts).
- Biewald, G. A., and P. Rath (1959): Die chronotrope Vaguswirkung auf das Hamsterherz unter dem Einfluß von Winterschlaf und Hypothermie. *Pflüger's Arch.* 268: 530—544.
- Biewald, G. A., and P. Rath (1967): Über die Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit chronotroper Herzvagusfasern bei winterschlafenden und hypothermischen Feldhamstern. *Wiss. Z. Univ. Halle* 16 M: 227—238.
- Bigelow, W. G., A. S. Trimble, E. Schönbaum, and L. Kovats (1964): A report on studies with *Marmota monax*. I. Biochemical and pharmacological investigations of blood and brown fat. In: *Mammalian Hibernation II*, Suomalainen, P., Ed. *Ann. Acad. Sci. Fenn.*, Ser. A, IV, Biol. 71 : 37—50.
- Bintz, G. L., L. B. Bintz, and M. L. Riedesel (1971): Respiratory quotient as an index of selective tissue catabolism by water-deprived laboratory rats and *Spermophilus lateralis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 38 A: 121—127.
- Bligh, J. (1973): Temperature regulation in mammals and other vertebrates. Amsterdam: North-Holland Publ. Comp.

- Bloch, R., and B. Canguilhem (1966): Cycle saisonnier d'élimination urinaire de l'aldostérone chez un hibernant, *Cricetus cricetus*. Influence de la température. C. R. Soc. Biol. (Paris) 160: 1500—1502.
- Boldt, W., and G. A. Biewald (1971): Impulsmuster kutaner Mechanorezeptoren des Feldhamsters (*Cricetus cricetus* L.) bei verschiedenen Hauttemperaturen. Zool. Jb. Physiol. 75: 479—492.
- Boulant, J. A., and K. E. Bignall (1973): Hypothalamic neuronal responses to peripheral and deep-body temperatures. Am. J. Physiol. 225: 1371—1374.
- Boulouard, R. (1970): La graisse brune. Année Biol. (Paris) 9: 157—188.
- Boulouard, R. (1971): Etude de la fonction corticosurrénalienne au cours du cycle annuel chez un hibernant: le Lérot (*Eliomys quercinus* L.) II. Activité durant l'automne: période de préparation à l'hibernation. J. Physiol. (Paris) 63: 77—86.
- Boulouard, R. (1972): Adrenocortical function in two hibernators: the garden dormouse and the hedgehog. In: Proc. Internat. Symp. Environ. Physiol. „Bioenergetics and Temperature Regulation“, FASEB, Smith, R. E., J. L. Shields, J. P. Hannon and B. A. Horwitz, Eds., Bethesda, Maryland, 108—112.
- Bowler, K., and C. J. Duncan (1969): The temperature characteristics of brain microsomal ATPases of the hedgehog; changes associated with hibernation. Physiol. Zool. 42: 211—219.
- Brendel, W., H. J. Reulen, P. Aigner, and K. Messmer (1966): Elektrolytveränderungen in tiefer Hypothermie. IV. Die Kälteschwellung des Gehirns beim Winterschläfer. Pflüger's Arch. 292: 83—89.
- Brown, D. C., R. O. Mülhausen, D. J. Andrew, and U. S. Seal (1971): Renal function in anesthetized dormant and active bears. Am. J. Physiol. 220: 293—298.
- Bruce, D. S., and J. E. Wiebers (1970): Calcium and phosphate levels in bats (*Myotis lucifugus*) as function of season and activity. Experientia 26: 625—627.
- Bullard, R. W. (1964): Changes in regional blood flow and blood volume during arousal from hibernation. In: Mammalian Hibernation II, Suomalainen, P., Ed., Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A, IV, Biol. 71, 65—76.
- Bullard, R. W., C. Broumand, and F. R. Meyer (1966): Blood characteristics and volume in two rodents native to high altitude. J. Appl. Physiol. 21: 994—998.
- Bullard, R. W., G. David, and T. Nichols (1960): The mechanisms of hypoxic tolerance in hibernating and nonhibernating mammals. In: Mammalian Hibernation, Lyman, C. P. and A. R. Dawe, Eds., Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 124, 321—335.
- Burlington, R. F., and G. J. Klain (1967): Effect of hypoxia on gluconeogenesis in the albino rat and thirteen-lined ground squirrel (*Citellus tridecemlineatus*). Comp. Biochem. Physiol. 20: 275—283.
- Burlington, R. F., and J. H. Sampson (1968): Distribution and activity of lactic dehydrogenase isozymes in tissues from a hibernator and a nonhibernator. Comp. Biochem. Physiol. 25: 185—192.
- Burlington, R. F., D. G. Therriault, and R. W. Hubbard (1969): Lipid changes in isolated brown fat cells from hibernating and aroused thirteen-lined ground squirrels (*Citellus tridecemlineatus*). Comp. Biochem. Physiol. 29: 431—437.

- Cade, T. J. (1964): The evolution of torpidity in rodents. In: Mammalian Hibernation II, Suomalainen, P., Ed. Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A, IV, Biol. 71: 79—112.
- Canguilhem, B. (1974): Rôle de la thyroïde et des gonades dans le déterminisme du rythme circannuel pondéral du Hamster d'Europe (*Cricetus cricetus*). Arch. Sci. Physiol. 28: 321—332.
- Canguilhem, B., and A. Malan (1969): Modification de la thermorégulation chez Hamsters d'Europe thyroïdectomisés et adaptés au froid. J. Physiol. (Paris) 61, Suppl. 2: 232—238.
- Castex, M. C. (1972): Variations saisonnières et orientation métabolique de quelques constituants biochimiques du métabolisme glucidique du Loir *Glis glis* (L.) en activité. C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D, 274: 1719—1722.
- Chaffee, R. R. J. (1966): On experimental selection for superhibernating and non-hibernating lines of Syrian hamsters. J. Theoret. Biol. 12: 151—154.
- Chaffee, R. R. J., E. T. Pengelley, J. R. Allen, and R. E. Smith (1966): Biochemistry of brown fat and liver of hibernating goldenmantled ground squirrels. Can. J. Physiol. Pharmacol. 44: 217—223.
- Chatfield, P. O., A. F. Battista, C. P. Lyman, and J. P. Garcia (1948): Effects of cooling on nerve conduction in a hibernator (golden hamster) and a non-hibernator (albino rat). Am. J. Physiol. 155: 179—185.
- Chew, R. M., R. C. Lindberg, and P. Hayden (1967): Temperature regulation in the little pocket mouse, *Perognathus longimembris*. Comp. Biochem. Physiol. 21: 487—505.
- Chute, R. M. (1964): Hibernation and parasitism: recent developments and some theoretical consideration. In: Mammalian Hibernation II, Suomalainen, P., Ed., Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A, IV, Biol. 71: 115—122.
- Clausen, G. (1964): Excretion of water, urea and aminoacids in the hedgehog *Erinaceus europaeus* L. in fasting, hibernating and normal state. Arbok Univ. Bergen, mat.-nat. Ser., No. 24: 1—13.
- Clausen, G. (1965): Plasma glucose in the hibernator *Erinaceus europaeus* L. as related to the rectal temperature. Arbok Univ. Bergen, mat.-nat. Ser., No. 18: 1—8.
- Clausen, G., and A. Ersland (1968): The respiratory properties of the blood of the hibernating hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.). Resp. Physiol. 5: 221—233.
- Clausen, G., and A. Storesund (1971): Electrolyte distribution and renal function in the hibernating hedgehog. Acta Physiol. Scand. 83: 4—12.
- Constandinidis, J., J. C. de la Torre, R. Tissot, and H. Hugel (1970): Les monoamines cérébrales lors de l'hibernation chez le chauve-souris. Revue suisse Zool. 77: 345—352.
- Cornish, E. R., and N. Mrosovsky (1966): Activity during food deprivation and satiation of six species of rodents. Anim. Behav. 13: 242—248.
- Cossel, L., and F. Wohlrab (1964): Die Leber der Fledermaus in Hibernation. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen. Z. Zellforsch. 62: 608—634.
- Davis, W. H. (1970): Hibernation: Ecology and physiological ecology. In: Biology of Bats, Wimsatt, W. A., Ed. New York: Academic Press Inc., 265—300.

- Dawe, A. R., and B. R. Landau (1960): The hibernating mammalian heart. *Am. Heart J.* 59: 78—89.
- Dawe, A. R., and W. A. Spurrier (1972): The blood-borne "trigger" for natural mammalian hibernation in the 13-lined ground squirrel and the woodchuck. *Cryobiology* 9: 163—172.
- Dawe, A. R., and W. A. Spurrier (1974): Summer hibernation in infant (six week old) 13-lined ground squirrels, *Citellus tridecemlineatus*. *Cryobiology* 11: 33—43.
- Dawson, W. R., and J. W. Hudson (1970): Dormancy in adult birds. In: *Comparative Physiology of Thermoregulation*, C. Whittow, Ed., New York and London: Academic Press, 287—310.
- Denyes, A., and J. Baumber (1964): Lipogenesis of cold-exposed and hibernating golden hamsters. In: *Mammalian Hibernation II*, Suomalainen, P., Ed., *Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A, IV, Biol.* 71: 129—140.
- Denyes, A., and J. Hassett (1960): A study of the metabolism of liver, diaphragm and kidney in cold-exposed and hibernating hamsters. In: *Mammalian Hibernation*, Lyman, C. P. and A. R. Dawe, Eds., *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.* 124: 437—456.
- Dodgen, G. L., and F. R. Blood (1956): Energy sources in the bat. *Am. J. Physiol.* 187: 151—154.
- Dörfler, G. (1971): Thyreoidea, Parathyreoidea, Cortex suprarenale, und endokrines Pankreas im Jahresablauf bei *Myotis myotis* Borkhausen und *Rhinolophus hipposideros* Bechstein. Dr. rer. nat. Thesis, University of Hamburg.
- Draskoczy, P. R., and C. P. Lyman (1967): Turnover of catecholamines in active and hibernating ground squirrels. *J. Pharm. Exper. Therapeutics* 155: 101—111.
- Drescher, J. W. (1967): Environmental influences on initiation and maintenance of hibernation in the Arctic ground squirrel, *Citellus undulatus*. *Ecology* 48: 962—966.
- Dryer, R. L., J. R. Paulsrud, D. J. Brown, and K. Mavis (1970): The comparative oxidation of palmitic, oleic, and succinic acids by rat and bat brown adipose tissue homogenates as a function of temperature. *Lipids* 5: 15—22.
- Dyer, M. I. (1968): Respiratory metabolism studies on red-winged blackbird nestlings. *Can. J. Zool.* 46: 223—233.
- Edwards, B. A., and K. A. Munday (1974): Tissue and plasma electrolyte levels in the awake state during the year, in summer cold exposure and during arousal from hibernation in the hedgehog (*Erinaceus europaeus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 49 A: 697—705.
- Eisentraut, M. (1934): Der Winterschlaf der Fledermäuse mit besonderer Berücksichtigung der Wärmeregulation. *Z. Morphol. Okol. Tiere* 29: 231—267.
- Eisentraut, M. (1955): A propos de la température de quelques mammifères de type primitif. *Mammalia* 19: 437—443.
- Eisentraut, M. (1956): Der Winterschlaf mit seinen ökologischen und physiologischen Begleiterscheinungen. Jena: VEB Gustav-Fischer-Verlag.
- Eisentraut, M. (1961): Beobachtungen über den Wärmehaushalt bei Halbaffen. *Biol. Zbl.* 80: 319—325.

- Elgjo, K., and E. Eliassen (1963): Histological changes in the spleen, kidney, and liver of the hibernating hedgehog, *Erinaceus europaeus* L. Arbok Univ. Bergen, mat.-nat. Ser. 1963, No. 20: 1—11.
- Eliassen, E. (1963): The sodium and potassium contents of serum and urine in the hibernating hedgehog. Arbok Univ. Bergen, mat.-nat. Ser. 1963, No. 6: 1—8.
- Eliassen, E., and W. Egsbaek (1963): Vascular changes in the hibernating bat *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1819). Arbok Univ. Bergen, mat. nat. Ser. 1963, No. 3: 1—22.
- Engel, R., P. Rath, and W. Schulze (1957): Die Aktivität der Zona glomerulosa beim Hamster und Goldhamster in Wachzustand, Winterschlaf und nach Belastungen. Z. Biol. 109: 381—386.
- Ewing, W. G., E. H. Studier, and M. J. O'Farrell (1970): Autumn fat deposition and gross body composition in three species of *Myotis*. Comp. Biochem. Physiol. 36: 119—129.
- Fang, L. S.-T. (1971): Enzymatic basis of cold adaptation of ion transport in hibernators. (Ph. D. Thesis). Urbana, Illinois: Univ. of Illinois.
- Faure, A. (1973): Effets de la réserpine sur le rythme cardiaque et le thermorégulation chez le Hérisson (*Erinaceus europaeus* L.), actif et normothermique ou en hibernation. C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D, 277: 1041—1044.
- Feist, D. D. (1970): Blockade of arousal from hibernation by inhibition of norepinephrine synthesis in the golden hamster. Life Sciences 9, Part I: 1117—1125.
- Feist, D. D., and W. A. Galster (1974): Changes in hypothalamic catecholamines and serotonin during hibernation and arousal in the Arctic ground squirrel. Comp. Biochem. Physiol. 48 A: 653—662.
- Ferdmann, D., and O. Feinschmidt (1934): Der Winterschlaf. Erg. Biol. 8: 1—74.
- Ferren, L. G., F. E. South, and H. K. Jacobs (1971): Calcium and magnesium levels in tissues and serum of hibernating and cold-acclimated hamsters. Cryobiology 8: 506—508.
- Fisher, K. C., A. R. Dawe, C. P. Lyman, E. Schönbaum, and F. E. South, Eds. (1967): Mammalian Hibernation III, Edinburgh: Oliver & Boyd.
- Fisher, K. C., and J. F. Manery (1967): Water and electrolyte metabolism in heterotherms. In: Mammalian Hibernation III, Fisher, K. C., A. R. Dawe, C. P. Lyman, E. Schönbaum, and F. E. South, Eds., Edinburgh: Oliver & Boyd, 235—279.
- Fokken, U., and R. Jaeger (1975): Zur Frage der Immunität des Winterschläfers. Humorale Antikörperbildung und Antikörperbilanz während des Winterschlafes bei *Tamias (Eutamias) sibiricus* Laxmann 1769. Zool. Jb. Physiol. 79: 287—293.
- Folk, G. E., Jr. (1960): Day-night rhythms and hibernation. In: Mammalian Hibernation, Lyman, C. P., and A. R. Dawe, Eds., Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 124: 209—232.
- Folk, G. E., Jr. (1967): Physiological observations of subarctic bears under winter den conditions. In: Mammalian Hibernation III, Fisher, K. C., A. R. Dawe, C. P. Lyman, E. Schönbaum, and F. E. South, Eds., Edinburgh: Oliver & Boyd, 75—85.

- Folk, G. E., Jr., K. B. Coady, and M. A. Folk (1968): Physiological observations on racoons in winter. *Proc. Iowa Acad. Sci.*, 301—305.
- Folk, G. E., Jr., and R. L. Farrand (1957): Hibernation as a bioclimatological response. In: *Proc. Congr. Bioclimatology, Vienna (abstracts)*.
- Folk, E. G., Jr., R. C. Simmonds, and M. A. Folk (1965): Physiology of deep hypothermia of the black bear. *Proc. Alaskan Sci. Conf. AAAS*. 16th, 30—31.
- Forssberg, A., and H. S. S. Sarajas (1955): Studies on the metabolism of ^{14}C -labelled glucose in awake and hibernating hedgehogs. *Annal. Acad. Sci. Fenn. Ser. A, IV. Biol.* 54: 1—8.
- Gabe, M., R. Agid, M. Martoja, M. C. Saint Girons, and H. Saint Girons (1964): Données histo-physiologiques et biochimiques sur l'Hibernation et le cycle annuel chez *Eliomys quercinus* L. *Arch. Biol. (Liège)* 75: 1—87.
- Galster, W. A., and P. Morrison (1966): Seasonal changes in serum lipids and proteins in the 13-lined ground squirrel. *Comp. Biochem. Physiol.* 18: 489—501.
- Galster, W., and P. R. Morrison (1975): Gluconeogenesis in arctic ground squirrels between periods of hibernation. *Am. J. Physiol.* 228: 325—330.
- Giaja, J. (1940): Etat semblable à la torpeur des hibernants obtenu chez le Rat par la dépression barométrique. *Bull. Acad. Roy. Serbe (B) Sci. nat.* 6: 185—190.
- Graves, W. E. (1971): Food handling and hibernation in the eastern chipmunk. In: *Hibernation Symposium IV, Abstracts vol. papers*, South, F. E., J. H. Hannon, J. R. Willis, E. T. Pengelley, and N. R. Alpert, Eds., Aspen, 37.
- Haberey, P., C. Dantlo, and C. Kayser (1967): Evolution saisonnière des voies métaboliques du glucose et du choix alimentaire spontané chez un hibernant, le Lérot (*Eliomys quercinus*). *Arch. Sci. Physiol. (Paris)* 21: 59—66.
- Haberey, P., A. Schaefer, and F. Piquard (1974): Comportement alimentaire et variation pondérale chez un hibernant: le Loir, *Glis glis*. *Arch. Sci. Physiol.* 28: 291—302.
- Halikas, G., and K. Bowers (1973): Seasonal variation in blood viscosity of the hibernating arctic ground squirrel (*Spermophilus undulatus plesius*). *Comp. Biochem. Physiol.* 44 A: 677—681.
- Hammel, H. T. (1967): Temperature regulation and hibernation. In: *Mammalian Hibernation III*, Fisher, K. C., A. R. Dawe, C. P. Lyman, E. Schönbaum and F. E. South, Eds., Edinburgh: Oliver & Boyd, 86—96.
- Hammel, H. T., T. J. Dawson, R. M. Abrams, and H. T. Anderson (1968): Total calorimetric measurements on *Citellus lateralis* in hibernation. *Physiol. Zool.* 41: 341—357.
- Hanegan, J. L., and B. A. Williams (1975): Ca-induced hypothermia in a hibernator (*Citellus beecheyi*). *Comp. Biochem. Physiol.* 50 A: 247—252.
- Harrison, J. B. (1965): Temperature effects on responses in the auditory system of the little brown bat *Myotis l. lucifugus*. *Physiol. Zool.* 38: 34—48.
- Hayward, J. S. (1971): Nonshivering thermogenesis in hibernating mammals. *Sympos. Nonshivering Thermogenesis*, L. Jansky, Ed., Academia Prague, 119—137.
- Heldmaier, G. (1969): Die Thermogenese der Mausohrfledermaus (*Myotis myotis* Borkh.) beim Erwachen aus dem Winterschlaf. *Z. vgl. Physiol.* 63: 59—84.

- Heller, C. H., and H. T. Hammel (1972): CNS control of body temperature during hibernation. *Comp. Biochem. Physiol.* 41 A: 349—359.
- Heller, C. H. (1974): CNS regulation of body temperature in hibernators. In: *Depressed Metabolism and Cold Thermogenesis*, Jansky, L. and X. J. Musacchia, Eds., Symposium Prague (abstracts).
- Heller, C. H., and T. L. Poulson (1970): Circannian rhythms - II. Endogenous and exogenous factors controlling reproduction and hibernation in chipmunks (*Eutamias*) and ground squirrels (*Spermophilus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 33: 357—383.
- Heller, H. C., and G. W. Colliver (1974): CNS regulation of body temperature during hibernation. *Am. J. Physiol.* 227: 583—589.
- Heller, H. C., G. W. Colliver, and P. Anand (1974): CNS regulation of body temperature in euthermic hibernators. *Am. J. Physiol.* 227: 575—582.
- Henriksen, A. (1972): Licht- und elektronenmikroskopische sowie enzym-histochemische Beobachtungen am Verdauungstrakt winterschlafender Igel (*Erinaceus europaeus*). *Z. Säugetierkunde* 37: 185—203.
- Hensel, H., K. Brück, and P. Rath (1973): Homeothermic organisms. In: *Temperature and Life*, H. Precht, J. Christophersen, H. Hensel, and W. Larcher, Eds., Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 503—761.
- Henshaw, R. E. (1968): Thermoregulation during hibernation: Application of Newton's law of cooling. *J. Theoret. Biol.* 20: 79—90.
- Henshaw, R. E. (1970): Thermoregulation in bats. In: *About Bats*, edited by Slaughter and Walton, Dallas, Texas: Publ. South. Method. Univ. Press, 188—232.
- Herlant, M. (1967): Action de la gonadotropine FSH sur le tube seminifère de la Chauve-Souris hibernante. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, 264: 2483—2486.
- Herter, K. (1956): Winterschlaf. *Handbuch d. Zoologie* 8, Teil 4. Berlin, De Gruyter, 1—59.
- Herter, K. (1962): Untersuchungen an lebenden Borsteniegeln (Tenrecinae). 1. Über Temperaturregulierung und Aktivitätsrhythmik bei dem Igel *Echinops telfairi* Martin. *Zool. Beitr. Berlin N. F.* 7: 239—292.
- Herter, K. (1964 a): Untersuchungen an lebenden Borsteniegeln (Tenrecinae). 4. Über das Verhalten und die Aktivitätsrhythmik eines *Setifer setosus* (Schreiber) in Gefangenschaft. *Zool. Beitr. Berlin N. F.* 10: 161—187.
- Herter, K. (1964 b): Gefangenschaftsbeobachtungen an einem Algerischen Igel (*Aethchinus algericus* [Duvernoy u. Lereboullet]). *Zool. Beitr. Berlin N. F.* 10: 189—225.
- Herzog, V. (1964): Vergleichende Untersuchungen an der Niere des Siebenschläfers (*Glis glis* L.) im Winterschlaf und im sommerlichen Wachzustand. II. Substrat- und enzymhistochemische Befunde. *Z. Zellforsch.* 64: 847—867.
- Hildwein, G. (1970): Capacités thermorégulatrices d'un mammifère primitif, le tenrec; leurs variations saisonnières. *Arch. Sci. Physiol.* 24: 55—71.
- Hildwein, G., and C. Kayser (1970): Relation entre le température colanique et la consommation d'oxygène d'un insectivore, le Tenrec, au cours du nyctémère (valeur numérique du Q_{10}). *C. R. Soc. Biol. (Paris)* 164: 429—432.
- Hill, R. W. (1975): Daily torpor in *Peromyscus leucopus* on an adequate diet. *Comp. Biochem. Physiol.* 51 A: 413—423.

- Hjelmman, G. (1956): Kann eine Zunahme der Mastzellen in verschiedenen Geweben und Organen beim Igel während des Winterschlafes beobachtet werden? *Anat. Anzeiger* 103: Suppl.: Verhandlungen. Anat. Ges. Stockholm, 71—76.
- Hock, R. J. (1960): Seasonal variations in physiologic functions of arctic ground squirrels and black bears. In: *Mammalian Hibernation*, Lyman, C. P., and A. R. Dawe, Eds., Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 124: 155—171.
- Hock, R. J. (1964): Relative viscosity and other functions of the blood of hibernating and active arctic ground squirrels. In: *Mammalian Hibernation II*, Suomalainen, P., Ed., Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A. IV, Biol. 71: 187—198.
- Hoffman, R. A. (1964 a): Speculations on the regulation of hibernation. In: *Mammalian Hibernation II*, Suomalainen, P., Ed., Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A. IV, Biol. 71: 201—216.
- Hoffman, R. A. (1964 b): Terrestrial animals in cold: hibernators. In: *Handb. Physiol., Sect. 4: Adaptation to the environment*, edited by Amer. Physiol. Soc. Washington, 379—403.
- Hoffman, R. A., and R. J. Hester (1965): The influence of adrenal catecholamines in hibernating 13-lined ground squirrels (*Citellus tridecemlineatus*). *Am. Zool.* 5: 193.
- Hong, S. K. (1957): Renal function during hypothermia and hibernation. *Am. J. Physiol.* 188: 137—150.
- Hoo-Paris, R., and H. Garcin (1970): Etude de quelques aspects du métabolisme minéral chez le hérisson en période d'hibernation. *C. R. Acad. Sc. Paris, Sér. D*, 271: 419—422.
- Horwitz, B. A. (1973): Ouabain — sensitive component of brown fat thermogenesis. *Am. J. Physiol.* 224: 352—355.
- Horwitz, B. A., and C. Nelson (1968): Effect of temperature on mitochondrial respiration in a hibernator (*Myotis austroriparius*) and a non-hibernator (*Rattus rattus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 24: 385—394.
- Howell, T. R., and G. A. Bartholomew (1959): Further experiments on torpidity in the poor-will. *Condor* 61: 180—185.
- Howell, B. J., F. W. Baumgardner, D. Bondi, and H. Rahn (1970): Acid-base balance in cold-blooded vertebrates as a function of body temperature. *Am. J. Physiol.* 218: 600—606.
- Howell, T. R., and W. R. Dawson (1954): Nest temperatures and attentiveness in the Anna hummingbird. *Condor* 56: 93—97.
- Howell, D. J., J. Simmons, and R. Horst (1975): Responses to cold in the midbrain sonar center of hibernating and tropical bats. *Am. J. Physiol.* 229: 1526—1531.
- Hudson, J. W. (1964): Temperature regulation in the round-tailed ground squirrel, *Citellus tereticaudus*. In: *Mammalian Hibernation II*, Suomalainen, P. Ed., Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A. IV, Biol. 71: 217—233.
- Hudson, J. W. (1965): Temperature regulation and torpidity in the pigmy mouse, *Baiomys taylori*. *Physiol. Zool.* 38: 243—257.
- Hudson, J. W. (1967): Variations in the patterns of torpidity of small homeotherms. In: *Mammalian Hibernation III*, Fisher, K. C., A. R. Dawe, C. P. Lyman, E. Schönbaum and F. E. South, Eds., Edinburgh: Oliver & Boyd, 30—46.

- Hudson, J. W. (1969): Comparative aspects of depressed metabolism in homeotherms. In: Depressed Metabolism, Musacchia, X. J., and J. F. Saunders, Eds., New York: Amer. Elsevier, 231—273.
- Hudson, J. W. (1971): Thermal sensitivity of isolated-perfused hearts from the ground squirrels, *Citellus tereticaudus* and *Citellus tridecemlineatus*. Z. vgl. Physiol. 71: 342—349.
- Hudson, J. W. (1973): Torpidity in Mammals. In: Comparative Physiology of Thermoregulation, Vol. III, Whittow, G. C., Ed., New York, London: Academic Press, 98—158.
- Hudson, J. W., and G. A. Bartholomew (1964): Terrestrial animals in dry heat: estivators. In: Handb. Physiol., Sect. 4: Adaptation to the environment, edited by Amer. Physiol. Soc. Washington, 541—550.
- Hudson, J. W., and D. R. Deavers (1973): Metabolism, pulmocutaneous water loss and respiration of eight species of ground squirrels from different environments. Comp. Biochem. Physiol. 45 A: 69—100.
- Hudson, J. W., D. R. Deavers, and R. S. Bradley (1972): A comparative study of temperature regulation in ground squirrels with special reference to the desert species. Symp. Zool. Soc. Lond., 31th: 191—213.
- Hudson, J. W., and R. R. Eller (1974): ^{42}K efflux, EKG and tension in isolated perfused hearts of white-footed mice. Comp. Biochem. Physiol. 49 A: 743—755.
- Inkovaara, P., and P. Suomalainen (1973): Studies on the physiology of the hibernating hedgehog. 18. On the leucocyte counts in the hedgehog's intestine and lungs. Annal. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV Biol. 200: 1—21.
- Isaakjan, L. A., and R. A. Felberbaum (1954): Physiologische Untersuchungen an der gelben Zieselratte (*Citellus fulvus*) beim Übergang in den Sommerschlaf. In: Studien über periodische Veränderungen physiologischer Funktionen des Organismus, Bykow, K. M. Ed., Berlin: Akademie-Verlag, 193—205.
- Jacobs, K. H., F. E. South, W. C. Hartner, and M. L. Zatzman, (1971): Thermoregulatory effects of administration of biogenic amines into the third ventricle and preoptic area of the marmot (*M. flaviventris*). Cryobiology 8: 313—314.
- Jacobs, K. H., and F. E. South, (1976): Effect of temperature on cardiac transmembrane potentials in hibernation. Am. J. Physiol. 230: 403—409.
- Jaeger, R. (1971): Die Wirkung von Cyproheptadin auf die Winterschlafbereitschaft und die jahreszeitlichen Körpergewichtsänderungen beim sibirischen Bakkenhörnchen *Tamias (Eutamias) sibiricus* Laxmann 1769. Experientia 27: 1091—1092.
- Jaeger, R. (1974): Die unterschiedliche Dauer von Schlaf- und Wachphasen während einer Winterschlafperiode des Burunduk, *Tamias (Eutamias) sibiricus* Laxmann 1769. Z. Säugetierkunde 39: 10—15.
- Jansky, L. (1965): Adaptability of heat production mechanisms in homeotherms. Acta Univ. Carol. Biologica 1: 1—91.
- Jansky, L. (1973): Non-shivering thermogenesis and its thermoregulatory significance. Biol. Rev. 47: 85—132.
- Jansky, L., and X. J. Musacchia, Eds. (1974): Depressed Metabolism and Cold Thermogenesis, Symposium Prague (abstracts).

- Jansky, L., and R. Novotna (1974): The role of aminergic transmission in thermoregulation and hibernation. In: Depressed Metabolism and Cold Thermogenesis, Jansky, L. and X. J. Musacchia, Eds., Symposium Prague (abstracts).
- Jaroslow, B. N. (1971): Hibernation and different stages in the sequence of immune responsiveness. In: Hibernation Symposium IV, Abstracts vol. papers, South, F. E., J. H. Hannon, J. R. Willis, E. T. Pengelley and N. R. Alpert, Eds, Aspen, 27.
- Jaroslow, B. N., and D. E. Smith (1964): Antigen disappearance in ground squirrels in hibernation for 14, 28 and 56 days after injection. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 71: 235—241.
- Joel, C. D. (1965): The physiological role of brown adipose tissue. In: *Handb. Physiol., Sect. 5: Adipose tissue*, edited by Amer. Physiol. Soc. Washington, 59—85.
- Johansen, K. (1961): Distribution of blood in the arousing hibernator. *Acta Physiol. Scand.* 52: 379—386.
- Johansen, K., and J. Krog (1959): Diurnal body temperature variations and hibernation in the birchmouse, *Sicista betulina*. *Am. J. Physiol.* 196: 1200—1204.
- Johansson, B. W. (1963): The effect of aconitine, adrenalin and procaine, and changes in the ionic concentration in the production of ventricular fibrillation in a hibernator (hedgehog) and a non-hibernator (guinea-pig) at different temperatures. *Cardiologia* 43: 158—169.
- Johansson, B. W. (1967): Heart and circulation in hibernators. In: *Mammalian Hibernation III*, Fisher, K. C., A. R. Dawe, C. P. Lyman, E. Schönbaum and F. E. South, Eds., Edinburgh: Oliver & Boyd, 200—219.
- Johansson, B. W., and J. B. Senturia, Eds. (1972 a): Seasonal variations in the physiology and biochemistry of the European hedgehog (*Erinaceus europaeus*) including comparisons with non-hibernators, guinea-pig and man. *Acta Physiol. Scand., Suppl.* 380: 1—159.
- Johansson, B. W., and J. B. Senturia (1972 b): Blood gases. In: *Seasonal variations in the physiology and biochemistry of the European hedgehog (Erinaceus europaeus)* including comparisons with non-hibernators, guinea-pig and man. Johansson, B. W. and J. B. Senturia, Eds., *Acta Physiol. Scand. Suppl.* 380: 36—39.
- Jouvet, M. (1972): The role of monoamines and acetyl-choline - containing neurons in the regulation of the sleep - waking cycle. *Erg. Physiol. (Rev. Physiol)* 64: 166—307.
- Kalabukhov (Kalabuchow), N. I. (1956): *The Hibernation of Animals* (in Russian). Charkow: Gorki State Univ. Press.
- Kalabukhov (Kalabuchow), N. I. (1969): Periodic changes in the organism of rodents (russ.). Leningrad: Publ. House 'Nauka'.
- Kallen, F. C. (1960): Vascular changes related to hibernation in the vesper-tilionid bat *Myotis lucifugus*. In: *Mammalian Hibernation*, Lyman, C. P. and A. R. Dawe, Eds., *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.* 124: 373—386.
- Kallen, F. C. (1964): Some aspects of water balance in the hibernating bat. In: *Mammalian Hibernation II*, Suomalainen P., Ed., *Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A. IV, Biol.* 71: 259—267.
- Kallen, F. C., and H. H. Kanthor (1967): Urine production in the hibernating bat. In: *Mammalian Hibernation III*, Fisher, K. C., A. R. Dawe, C. P. Lyman, E. Schönbaum and F. E. South, Eds., Edinburgh: Oliver & Boyd, 280—294.

- Kayser, C. (1957): Le sommeil hivernal, problème de thermorégulation. *Rev. Can. Biol.* 16: 303—389.
- Kayser, C. (1960): Hibernation versus hypothermia. In: *Mammalian Hibernation*, Lyman, C. P. and A. R. Dawe, Eds., *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.* 124: 9—30.
- Kayser, C. (1961): *The Physiology of Natural Hibernation*. Oxford, London, New York, Paris: Pergamon Press.
- Kayser, C. (1964 a): Stoffwechsel und Winterschlaf. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 9: 158—186.
- Kayser, C. (1964 b): La dépense d'énergie des mammifères en hibernation. *Arch. Sci. Physiol. (Paris)* 18: 137—150.
- Kayser, C., and A.-M. Haug (1968): Evolution saisonnière des bilans calciques chez un hibernant, le Hamster d'Europe (*Cricetus cricetus*). *C. R. Soc. Biol. (Paris)* 162: 1834—1837.
- Kayser, C., and A. A. Heusner (1967): Le rythme nyctéméral de la dépense d'énergie. Etude de physiologie comparée. *J. Physiol. (Paris)* 59: 3—116.
- Kayser, C., and G. Hildwein (1969): Le rythme circadien de la consommation d'oxygène du Loir (*Glis glis*) à 23° C à l'état actif en été et en automne. *C. R. Soc. Biol. (Paris)* 163: 2707—2709.
- Kayser, C., and A. Malan (1963): Central nervous system and hibernation. *Experientia* 19: 441—451.
- Kayser, C., and J. Schwartz (1960): Evolution saisonnière de l'élimination urinaire des 17-cétostéroïdes et des stéroïdes formaldéhydrogéniques chez le hamster ordinaire (*Cricetus cricetus*). *C. R. Soc. Biol. (Paris)* 154: 778—780.
- Kayser, C., T. Stussi, and R. Richert (1969): La consommation d'oxygène du Loir (*Glis glis*) au cours de l'hibernation. *C. R. Soc. Biol. (Paris)* 163: 212—214.
- Kehl, T. H., and P. Morrison (1960): Peripheral nerve function and hibernation in the thirteen-lined ground squirrel, *Spermophilus tridecemlineatus*. In: *Mammalian Hibernation*, Lyman, C. P., and A. R. Dawe, Eds., *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.* 124: 387—403.
- Kent, K. M., and E. C. Peirce II. (1967): Acid-base characteristics of hibernating animals. *J. Appl. Physiol.* 23: 336—340.
- Kimzey, S. L., and J. S. Willis (1971 a): Resistance of erythrocytes of hibernating mammals to loss of potassium during hibernation and during cold storage. *J. Gen. Physiol.* 58: 620—633.
- Kimzey, S. L., and J. S. Willis (1971 b): Temperature adaptation of active sodium-potassium transport and of passive permeability in erythrocytes of ground squirrels. *J. Gen. Physiol.* 58: 634—649.
- Kirkebö, A. (1968): Temperature effects on the viscosity of blood and the aorta distension from a hibernator, *Erinaceus europaeus* L. *Acta Physiol. Scand.* 73: 385—393.
- Kirkebö, A. (1968): Cardiovascular investigations on hedgehogs during arousal from the hibernating state. *Acta Physiol. Scand.* 73: 394—406.
- Kluger, M. J., and J. E. Heath (1971): Effect of preoptic hypothalamic lesions on thermoregulation in the bat. *Am. J. Physiol.* 221: 144—149.

- Kolpakov, M. G., and R. A. Samsonenko (1970): The reactivity of adrenals in spermophile (*Citellus erythrogenys*) at different periods of its life activity (russ.). Dokl. Akad. Nauk. SSSR 191: 1424—1426.
- Koski, J., and G. Conover (1971): The effects of hypothalamic and hippocampal lesions on the entry into hibernation in the bat. In: Hibernation Symposium IV, Abstracts vol. papers, South, F. E., J. H. Hannon, J. R. Willis, E. T. Pengelley and N. R. Alpert, Eds., Aspen, 9.
- Koskimies, J. (1948): On temperature regulation and metabolism in the swift, *Microtus a. apus* L. during fasting. Experientia 4: 274—276.
- Kristoffersson, R. (1961): Hibernation in the hedgehog (*Erinaceus europaeus*). The ATP and o-phosphate levels in blood and various tissues of hibernating and non-hibernating animals. Annal. Acad. Sci. Fenn. Ser. A, IV, Biol. 50: 1—45.
- Kristoffersson, R. (1963): Urea levels in blood and tissues of hibernating and non-hibernating hedgehogs. Nature (London) 197: 402—403.
- Kristoffersson, R. (1965): Hibernation in the hedgehog (*Erinaceus europaeus*). Blood urea levels after known lengths of continuous hypothermia and in certain phases of spontaneous arousals and entries into hibernation. Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A, IV, Biol. 96: 1—8.
- Kristoffersson, R., and S. Broberg (1968): Free amino acids in blood serum of hedgehogs in deep hypothermia and after spontaneous arousals. Experientia 24: 148—150.
- Kristoffersson, R., and S. Broberg (1970): The distribution of free amino acids in the brain tissue of non-hibernating and hibernating hedgehogs (*Erinaceus europaeus* L.). Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A, IV, Biol. 174: 1—11.
- Kristoffersson, R., and A. Soivio (1964): Hibernation of the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.). The periodicity of hibernation of undisturbed animals during the winter in a constant ambient temperature. Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A, IV, Biol. 80: 1—22.
- Kristoffersson, R., and A. Soivio (1964): Studies on the periodicity of hibernation in the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.). Changes of respiratory pattern, heart rate and body temperature in response to gradually decreasing or increasing ambient temperature. Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A, IV, Biol. 82: 1—17.
- Kristoffersson, R., and A. Soivio (1967 a): A comparative long-term study of hibernation in finnish and german hedgehogs in a constant ambient temperature. Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A, IV, Biol. 82: 1—23.
- Kristoffersson, R., and A. Soivio (1967 b): Studies on the periodicity of hibernation in the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.). II. Changes of respiratory rhythm, heart rate and body temperature at the onset of spontaneous and induced arousals. Ann. Zool. Fenn. 4: 595—597.
- Kristoffersson, R., A. Soivio, and P. Suomalainen (1965): Studies of the physiology of the hibernating hedgehog. 3. Changes in the water content of various tissues in relation to seasonal and hibernation cycles. Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A, IV, Biol. 92: 1—16.
- Kristoffersson, R., and P. Suomalainen (1964): Studies on the physiology of the hibernating hedgehog. 2. Changes of body weight of hibernating animals. Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A, IV, Biol. 76: 1—11.

- Krulin, G. S., and J. A. Sealander (1972): Annual lipid cycle of the gray bat, *Myotis grisescens*. *Comp. Biochem. Physiol.* 42 A: 537—549.
- Kudrjavitseva, N. N. (1973): The changes of serotonin content in the fore-brain during hibernation (russ., engl. summ.). *Fiziol. Zh. SSSR* 59: 531—534.
- Kulzer, E. (1963 a): Die Regelung der Körpertemperatur beim Indischen Riesenflughund. *Natur und Museum* 93: 1—11.
- Kulzer, E. (1963 b): Temperaturregulation bei Flughunden der Gattung *Rousettus* Gray. *Z. vgl. Physiol.* 46: 595—618.
- Kulzer, E. (1965): Temperaturregulation bei Fledermäusen (Chiroptera) aus verschiedenen Klimazonen. *Z. vgl. Physiol.* 50: 1—34.
- Kulzer, E. (1967): Die Herztätigkeit bei lethargischen und winterschlafenden Fledermäusen. *Z. vgl. Physiol.* 56: 63—94.
- Kulzer, E. (1969): Der Winterschlaf der Fledermäuse. *Umschau* (7): 195—201.
- Kulzer, E., J. E. Nelson, J. L. McKean, and F. P. Möhres (1970): Untersuchungen über die Temperaturregulation australischer Fledermäuse (Microchiroptera). *Z. vgl. Physiol.* 69: 426—451.
- Kulzer, E., and G. Koch (1976): Der Wasserhaushalt des Kleinen Igel-Tanrek (*Echinops telfairi* Martin, 1838). *Z. Säugetierk.* 41: 65—76.
- Lachiver, F., and R. Boulouard (1965): Evolution du poids corporel chez un hibernant, le Lérot (*Eliomys quercinus* L.), durant la période hivernale et au cours de l'exposition au froid en été. *Mammalia* 29: 343—366.
- Larkin, E. C., R. C. Simmonds, F. Ulvedal, and W. T. Williams (1972): Responses of some hematologic parameters of active and hibernating squirrels (*Spermophilus mexicanus*) upon exposure to hypobaric and isobaric hyperoxia. *Comp. Biochem. Physiol.* 43 A: 757—770.
- Larsen, B. (1968): Red cell life span in hibernating hedgehogs (*Erinaceus europaeus* L.). *Arbok Univ. Bergen, mat.-nat. Ser.* 1967, No. 6: 1—8.
- Larsen, B. (1971): Antibody formation in hedgehog. II. Hibernating animals. *Comp. Biochem. Physiol.* 38 A: 571—580.
- Lasiewski, R. C. (1963): Oxygen consumption of torpid, resting, active, and flying hummingbirds. *Physiol. Zool.* 36: 122—140.
- Lasiewski, R. C. (1964): Body temperature, heart and breathing rate, and evaporative water loss in hummingbirds. *Physiol. Zool.* 37: 212—223.
- Lasiewski, R. C., W. W. Weathers, and M. H. Bernstein (1967): Physiological responses of the giant hummingbird, *Patagona gigas*. *Comp. Biochem. Physiol.* 23: 797—813.
- Laukola, S., and P. Suomalainen (1971): Studies on the physiology of the hibernating hedgehog. 13. Circum-annual changes of triglyceride fatty acids in white and brown adipose tissue of the hedgehog. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 180: 1—11.
- Laurila, M., and P. Suomalainen (1974): Studies in the physiology of the hibernating hedgehog. 19. The changes in the insulin level induced by seasons and hibernation cycle. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 201: 1—40.
- Leitner, L.-M., and A. Malan (1973): Possible role of the arterial chemoreceptors in the ventilatory responses of the anesthetized marmot to changes in inspired P_{O_2} and P_{CO_2} . *Comp. Biochem. Physiol.* 45 A: 953—959.

- Lesser, W., R. Moy, J. C. Passmore, and E. W. Pfeiffer (1970): Renal regulation of urea excretion in arousing and homeothermic ground squirrels (*Citellus columbianus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 36: 291—296.
- Lew, G. M., and W. B. Quay (1973): Circadian rhythms in catecholamines in organs of the golden hamster. *Am. J. Physiol.* 224: 503—508.
- Lewies, R. W., and M. I. Dyer (1969): Respiratory metabolism of the red-winged blackbird in relation to ambient temperature. *Condor* 71: 291—298.
- Linck, G., G. Teller, A. Petrovic, and C. Oudet (1973): Recherche d'éventuels corticostéroïdes dans la graisse brune du Hamster d'Europe (*Cricetus cricetus*): identification des composés isolés par chromatographie en phase gazeuse et spectrométrie de masse. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, 277: 2273—2276.
- Lis, A. W., D. I. McLaughlin, R. K. McLaughlin, and K. F. de Hackbeil (1972): The function of creatinine: II. Nocturnal-diurnal variation. *Physiol. Chem. & Physics* 4: 70—74.
- Luecke, R. H., E. W. Gray, and F. E. South (1971): Simulation of passive thermal behavior of a cooling biological system: Entry into hibernation. *Pflüger's Arch.* 327: 37—52.
- Luecke, R. H., and F. E. South (1972): A possible model for thermoregulation during deep hibernation. In: *Hibernation and Hypothermia, Perspectives and Challenges*. South, F. E., J. P. Hannon, J. R. Willis, E. T. Pengelley and N. R. Alpert, Eds., Amsterdam: Elsevier, 577—604.
- Luyet, B. J. (1964): On the state of water in the tissues of hibernators. In: *Mammalian Hibernation II*, Suomalainen, P. Ed., *Ann. Acad. Sci. Fenn.*, Ser. A. IV, Biol. 71: 295—309.
- Lyman, C. P. (1948): The oxygen consumption and temperature regulation of hibernating hamsters. *J. exper. Zool.* 109: 55—78.
- Lyman, C. P. (1958): Oxygen consumption, body temperature and heart rate of woodchucks entering hibernation. *Am. J. Physiol.* 194: 83—91.
- Lyman, C. P. (1961): Hibernation in mammals. *Circulation* 24: 434—445.
- Lyman, C. P. (1963): Hibernation in mammals and birds. *Amer. Scientist* 51: 127—138.
- Lyman, C. P. (1965): Circulation in mammalian hibernation. In: *Handb. Physiol. Sect. 2: Circulation III*, edited by Amer. Physiol. Soc. Washington, 1967—1989.
- Lyman, C. P. (1970): Thermoregulation and metabolism in bats. In: *Biology of Bats 1*, Wimsatt, W. A. Ed., Academic Press Inc. N. Y., 301—330.
- Lyman, C. P., and P. O. Chatfield (1955): Physiology of hibernation in mammals. *Physiol. Rev.* 35: 403—425.
- Lyman, C. P., and A. R. Dawe, Eds. (1960): *Mammalian Hibernation*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 124: 1—549.
- Lyman, C. P., and E. L. Jarrow (1971): Effect of low temperature on single heart cells from an adult hibernator and non-hibernator. *Exper. Cell. Res.* 68: 214—217.
- Lyman, C. P., and R. C. O'Brien (1960): Circulatory changes in the thirteen-lined ground squirrel during the hibernating cycle. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.* 124: 353—372.
- Lyman, C. P., and R. C. O'Brien (1963): Autonomic control of circulation during the hibernating cycle in ground squirrels. *J. Physiol. (London)* 168: 477—499.

- Lyman, C. P., and R. C. O'Brien (1964): The effect of some autonomic drugs on *Citellus tridecemlineatus* during the hibernating cycle. In: Mammalian Hibernation II, Suomalainen, P., Ed., Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol. 71: 311—323.
- Lyman, C. P., and R. C. O'Brien (1969): Hyperresponsiveness in hibernation. In: Dormancy and Survival. Symp. Soc. Exp. Biol. 23th, 489—509.
- Lyman, C. P., and R. C. O'Brien (1974): A comparison of temperature regulation in hibernating rodents. Am. J. Physiol. 227: 218—223.
- Lynch, G. R., and G. E. Folk, Jr. (1971): Photoperiod, temperature acclimation and interscapular brown fat in *Peromyscus leucopus*. In: Hibernation Symposium IV, Abstracts vol. papers, South, F. E., J. P. Hannon, J. R. Willis, E. T. Pengelley and N. R. Alpert Eds., Aspen, 31.
- MacMillen, R. E. (1965): Aestivation in the cactus mouse, *Peromyscus eremicus*. Comp. Biochem. Physiol. 16: 227—248.
- MacMillen, R. E., and C. H. Trost (1967 a): Thermoregulation and water loss in the Inca dove. Comp. Biochem. Physiol. 20: 263—273.
- MacMillen, R. E., and C. H. Trost (1967 b): Nocturnal hypothermia in the Inca dove, *Scardafella inca*. Comp. Biochem. Physiol. 23: 243—253.
- Malan, A. (1969): Contrôle hypothalamique de la thermorégulation et de l'hibernation chez le Hamster d'Europe (*Cricetus cricetus*). Arch. Sci. Physiol. (Paris) 23: 47—87.
- Malan, A., H. Arens, and A. Waechter (1973): Pulmonary respiration and acide-base state in hibernating marmots and hamsters. Respir. Physiol. 17: 45—61.
- Malan, A., and G. Hildwein (1965): Etude comparative de la thermolyse latente, de la consommation d'oxygène et de la température colonique chez le Hamster d'Europe (*Cricetus cricetus*) en été et en hiver (en l'absence d'hibernation). C. R. Soc. Biol. (Paris) 159: 473—476.
- Marshall, J. M., and J. S. Willis (1962): The effects of temperature on the membrane potentials in isolated atria of the ground squirrel, *Citellus tridecemlineatus*. J. Physiol. (London) 164: 64—76.
- Mayer, W. V. (1960): Histological changes during hibernating cycle in the arctic ground squirrel. In: Mammalian Hibernation, Lyman, C. P. and A. R. Dawe, Eds., Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 124: 131—154.
- McNab, B. K. (1969): The economics of temperature regulation in neotropical bats. Comp. Biochem. Physiol. 31: 227—268.
- Mejsnar, J., and L. Jansky (1970): Shivering and nonshivering thermogenesis in the bat (*Myotis myotis* Borkh.) during arousal from hibernation. Can. J. Physiol. Pharmacol. 48: 102—106.
- Melichar, I., G. Brozek, L. Jansky, and F. Vyskocil, (1973): Effect of hibernation and noradrenaline on acetylcholine release and action at neuromuscular junction of the golden hamster (*Mesocricetus auratus*). Pflüger's Arch. 345: 107—122.
- Menaker, M. (1959): Endogenous rhythms of body temperature in hibernating bats. Nature (London) 184: 1251—1252.
- Menaker, M. (1961): The free-running period of the bat clock; seasonal variations at low body temperatures. J. Cell. Comp. Physiol. 57: 81—86.

- Mendler, N., H. J. Reulen, and W. Brendel (1972): Cold swelling and energy metabolism in the hypothermic brain of rats and dogs. In: *Hibernation and Hypothermia, Perspectives and Challenges*, South, F. E., J. P. Hannon, J. R. Willis, E. T. Pengelley and N. R. Alpert, Eds., Amsterdam: Elsevier, 167—190.
- Merker, G., and W. Wünnenberg (1974): Control of heat production in hibernators. In: *Depressed Metabolism and Cold Thermogenesis*, Jansky, L. and X. J. Musacchia, Eds., Symposium Prague (abstracts).
- Mihailovic, L. T. (1972): Cortical and subcortical electrical activity in hibernation and hypothermia. In: *Hibernation and Hypothermia, Perspectives and Challenges*, South, F. E., J. P. Hannon, J. R. Willis, E. T. Pengelley and N. R. Alpert, Eds., Amsterdam: Elsevier, 487—534.
- Mihailovic, L., B. Petrovic-Minic, S. Protic, and I. Divac (1968): Effects of hibernation on learning and retention. *Nature* (London) 218: 191—192.
- Mills, S. H., V. M. Miller, and F. E. South (1974): Thermoregulatory responses of a hibernator to hypothalamic and ambient temperatures. *Cryobiology* 11: 465—472.
- Minor, J. G., G. E. Folk, and R. L. Dwyer (1973): Changes in triglyceride composition of white and brown adipose tissues during developing cold acclimation of the golden hamster *Mesocricetus auratus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 46 B: 375—385.
- Mletzko, I., and P. Rath (1972 a): Temperaturadaption und Stoffwechselrhythmik beim Hamster (*Cricetus cricetus* L.). *Zool. Jb. Physiol.* 76: 531—553.
- Mletzko, I., and P. Rath (1972 b): Die chemische Thermoregulation des Hamsters nach Durchschneidung des N. infraorbitalis. *Zool. Jb. Physiol.* 76: 313—323.
- Moravec, J., I. Melichar, L. Jansky, and F. Vyskocil (1973): Effect of hibernation and noradrenaline on the resting state of neuromuscular junction of golden hamster (*Mesocricetus auratus*). *Pflüger's Arch.* 345: 93—106.
- Morhardt, J. E. (1970): Heart rates, breathing rates and the effects of atropine and acetylcholine on whitefooted mice (*Peromyscus* sp.) during torpor. *Comp. Biochem. Physiol.* 33: 441—457.
- Morris, L., and P. Morrison (1964): Cyclic responses in dormice, *Glis glis*, and ground squirrels, *Spermophilus tridecemlineatus*, exposed to normal and reversed yearly light schedules. In: *Proc. Alaskan Sci. Conference*, 15th, A.A.A.S., 40—41.
- Morrison, P. (1960): Some interrelation between weight and hibernation function. In: *Mammalian Hibernation*, Lyman, C. P., and A. R. Dawe, Eds., *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.* 124: 75—91.
- Morrison, P., and F. A. Ryser (1962 a): Metabolism and body temperature in a small hibernator, the meadow jumping mouse, *Zapus hudsonius*. *J. Cell. Comp. Physiol.* 60: 169—180.
- Morrison, P., and F. A. Ryser (1962 b): Hypothermic behavior in the hispid pocket mouse. *J. Mammal.* 43: 529—533.
- Moy, R. M. (1971): Renal function in the hibernating ground squirrel *Spermophilus columbianus*. *Am. J. Physiol.* 220: 747—753.
- Moy, R. M., R. W. Lesser, and E. W. Pfeiffer (1972): Urine concentrating ability of arousing and normothermic ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 41 A: 327—337.

- Mrosovsky, N. (1966): Self-stimulation in hypothermic hibernators. *Cryobiology* 2: 229—239.
- Mrosovsky, N. (1971): Hibernation and the Hypothalamus. Appleton-Century Crofts Publ., N. Y.
- Mrosovsky, N. (1974 a): Hypothalamic hyperphagia without plateau in ground squirrels. *Physiol. and Behav.* 12: 259—264.
- Mrosovsky, N. (1974 b): Natural and experimental hypothalamic changes in hibernators. In: *Recent Studies of Hypothalamic Function*, Karger, Basel, 251—267.
- Mrosovsky, N. (1975): The amplitude and period of circannual cycles of body weight in golden-mantled ground squirrels with medial hypothalamic lesions. *Brain Research* 99: 97—116.
- Mrosovsky, N., and D. S. Barnes (1974): Anorexia, food deprivation and hibernation. *Physiol. and Behav.* 12: 265—270.
- Mrosovsky, N., and K. Lang (1971): Disturbances in the annual weight and hibernation cycles of thirteen-lined ground squirrels kept in constant conditions and the effects of temperature changes. *J. Interdiscipl. Cycle Res.* 2: 79—90.
- Mullen, R. K. (1971): Energy metabolism and body water turnover rates of two species of free-living kangaroo rats, *Dipodomys merriami* and *Dipodomys microps*. *Comp. Biochem. Physiol.* 39 A: 379—390.
- Musacchia, X. Y., and J. F. Saunders Eds. (1969): *Depressed Metabolism*. New York: Amer. Elsevier.
- Musacchia, X. J., and W. A. Volkert (1971 a): Blood gases in hibernating and active ground squirrels: HbO₂ affinity at 6 and 38° C. *Am. J. Physiol.* 221: 128—130.
- Musacchia, X. J., W. A. Volkert, and R. E. Barr (1971 b): Radioresistance in hamsters during hypothermic depressed metabolism induced with helium and low temperatures. *Radiation Res.* 46: 353—361.
- Musacchia, X. J., and D. D. Westhoff (1964): Absorption of d-glucose by segments of intestine from active and hibernating, irradiated and non-irradiated ground squirrels, *Citellus tridecemlineatus*. In: *Mammalian Hibernation II*, Suomalainen, P., Ed., *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 71: 347—359.
- Musil, A., and R. Kittel (1968): Histologische Untersuchungen über die Sekretionstätigkeit der Glandula submandibularis des Feldhamsters (*Cricetus cricetus* L.) während der sommerlichen Aktivitätsperiode und des Winterschlafes. *Morphol. Jahrb.* 112: 1—14.
- Myers, R. D., and J. E. Buckman (1972): Deep hypothermia induced in the golden hamster by altering cerebral calcium levels. *Am. J. Physiol.* 223: 1313—1318.
- Nansal, D., and L. Knoche (1972): Blood changes in torpid and nontorpid Columbian ground squirrels, *Spermophilus columbianus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 41 A: 175—179.
- Nardone, R. M. (1955): Electrocardiogram of the arctic ground squirrel during hibernation and hypothermia. *Am. J. Physiol.* 182: 364—368.
- Nelson, R. A., H. W. Wahner, J. D. Jones, R. D. Ellefson, and P. E. Zollman (1973): Metabolism of bears before, during, and after winter sleep. *Am. J. Physiol.* 224: 491—496.

- Neumann, R. L., and T. J. Cade (1965): Torpidity in the mexican ground squirrel *Citellus mexicanus parvidens* (Mearns). Can. J. Zool. 43: 133—140.
- Nielsen, K. C., and C. Owman (1968): Difference in cardiac adrenergic innervation between hibernators and non-hibernating mammals. Acta Physiol. Scand., Suppl. 316: 1—30.
- Nilius, B. (1973): Die Abhängigkeit der elektrotropen und inotropen Vaguswirkung von der äußeren Ca^{++} - und Na^{+} -Konzentration. Nova Acta Leopoldina 211: 67—91.
- Niweliński, J., W. Ptak, M. Kiśniowski, and L. Zamorska (1969): Further studies on the brown fat tissue and thyroid gland in the bat. Folia histochem. cytochem. 7: 233—240.
- Nunez, E. A. (1971): Secretory processes of organelle-associated intercellular junctions during late hibernation. Am. J. Anat. 131: 227—240.
- Nunez, E. A., and M. D. Gershon (1972): Synthesis and storage of serotonin by parafollicular (C) cells of the thyroid gland of active, prehibernating and hibernating bats. Endocrinol. 90: 1008—1024.
- Nunez, E. A., J. Wallis, and M. D. Gershon (1974): Secretory processes in follicular cells of the bat thyroid. III. The occurrence of extracellular vesicles and colloidal droplets during arousal from hibernation. Am. J. Anat. 179—202.
- Oksche, A. (1961): Der histochemisch nachweisbare Glykogenaufbau und -abbau in den Astrocyten und Ependymzellen als Beispiel einer funktionsabhängigen Stoffwechselaktivität der Neuroglia. Z. Zellforsch. 54: 307—361.
- Olsson, S.-O. R. (1972): Dehydrogenases (LDH, MDH, G-6-PDH and α -GPDH) in the heart, liver, white and brown fat. In: Seasonal variations in the physiology and biochemistry of the European hedgehog (*Erinaceus europaeus*) including comparisons with non-hibernators, guinea-pig and man, Johansson, B. W., and J. B. Senturia Eds., Acta Physiol. Scand., Suppl. 380: 62—95.
- Pajunen, I. (1970): Body temperature, heart rate, breathing pattern, weight loss and periodicity of hibernation in the finnish garden dormouse, *Eliomys quercinus* L. Ann. Zool. Fenn. 7: 251—266.
- Pajunen, I. (1974): Body temperature, heart rate, breathing pattern, weight loss and periodicity of hibernation in the french garden dormouse, *Eliomys quercinus* L., at $4.2 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$. Ann. Zool. Fenn. 11: 107—119.
- Pavlovic, V. (1964): Senkungsgeschwindigkeit der Erythrozyten, Zahl der Erythrozyten und die Konzentration des Haemoglobins bei den Zieseln (*Citellus citellus*) im Zustand des Winterschlafs und in der experimentell hervorgerufenen hypothermischen Lethargie. Ber. 29. Tg. d. Deutschen Physiol. Ges. 1964, Pflüger's Arch. 221: 67—68.
- Pearson, O. P. (1960): Torpidity in birds. In: Mammalian Hibernation, Lyman, C. P., and A. R. Dawe, Eds., Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 124: 93—103.
- Peiponen, V. A. (1965): On hypothermia and torpidity in the nightjar (*Caprimulgus europaeus* L.). Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol. 87: 1—15.
- Peiponen, V. A. (1966): The diurnal heterothermy of the nightjar (*Caprimulgus europaeus* L.). Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol. 101: 1—35.
- Pengelly, E. T. (1967): The relation of external conditions to the onset and termination of hibernation and aestivation. In: Mammalian Hibernation III, Fisher, K. C., A. R. Dawe, C. P. Lyman, E. Schönbaum, and F. E. South, Eds., Edinburgh: Oliver & Boyd, 1—29.

- Pengelley, E. T., and S. J. Asmundson (1970): The effect of light on the free running circannual rhythm of the golden-mantled ground squirrel, *Citellus lateralis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 32: 155—160.
- Pengelley, E. T., and S. J. Asmundson (1972): An analysis of the mechanisms by which mammalian hibernators synchronize their behavioural physiology with the environment. In: *Hibernation and Hypothermia, Perspectives and Challenges*, South, F. E., J. P. Hannon, I. R. Willis, E. T. Pengelley, and N. R. Alpert, Eds., Amsterdam: Elsevier, 637—656.
- Pengelley, E. T., and S. J. Asmundson (1975): Female gestation and lactation as Zeitgebers for circannual rhythmicity in the hibernating ground squirrel, *Citellus lateralis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 50 A: 621—625.
- Pengelley, E. T., S. J. Asmundson, and C. Uhlman (1971): Homeostasis during hibernation in the golden-mantled ground squirrel, *Citellus lateralis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 38 A: 645—653.
- Pengelley, E. T., and R. R. J. Chaffee (1966): Changes in plasma magnesium concentration during hibernation in the golden-mantled ground squirrel (*Citellus lateralis*). *Comp. Biochem. Physiol.* 17: 673—681.
- Pengelley, E. T., and K. C. Fisher (1963): The effect of temperature and photoperiod on the yearly hibernating behaviour of captive golden-mantled ground squirrels (*Citellus lateralis tescorum*). *Can. J. Zool.* 41: 1103—1120.
- Pengelley, E. T., and K. C. Fisher (1968): Ability of the ground squirrel, *Citellus lateralis*, to be habituated to stimuli while in hibernation. *J. Mammal.* 49: 561—562.
- Person, R. S. (1952): Binding of CO₂ by the blood and the alkaline-acid balance in the spotted ground squirrel, during its period of activity and hibernation (russ.). *Trudy Instit. Morphol. Shivotnych SSSR* 6: 173—185.
- Petrovic, V. M. (1960): Réchauffement spontané du *Spermophile* refroidi artificiellement; influence de la saison et de l'adaptation thermique. *C. R. Soc. Biol. (Paris)* 154: 195—197.
- Petry, G., H. Amon, V. Herzog, and W. Kühnel (1964): Vergleichende Untersuchungen an der Niere des Siebenschläfers (*Glis glis* L.) im Winterschlaf und im sommerlichen Wachzustand. I. Lichtmikroskopische und histometrische Befunde und ihre Korrelation zur Biologie des Winterschlafs. *Z. Zellforsch.* 64: 827—846.
- Pirlot, P. (1968): Hibernation of bats: Resistance to dessication. *Lic. sci. Thesis, Univ. of Louvain*, 1964 (translated by R. E. Henshaw), 1—25.
- Platner, W. S., B. C. Patnayak, and X. J. Musacchia (1972): Seasonal changes in the fatty acid spectrum in the hibernating and non-hibernating ground squirrel *Citellus tridecemlineatus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 42 A: 927—938.
- Poche, R. (1959): Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Morphologie des Herzmuskels vom Siebenschläfer während des aktiven und des lethargischen Zustandes. *Z. Zellforsch.* 50: 332—360.
- Pohl, H. (1961): Temperaturregulation und Tagesperiodik des Stoffwechsels bei Winterschläfern. *Z. vgl. Physiol.* 45: 109—153.
- Pohl, H. (1964): Diurnal rhythms and hibernation. In: *Mammalian Hibernation II*, Suomalainen, P., Ed., *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 71: 361—373.
- Pohl, H. (1965 a): Circadiane Periodik im Winterschlaf. *Naturwissenschaften* 52: 269.

- Pohl, H. (1965 b): Temperature regulation and cold acclimation in the golden hamster. *J. Appl. Physiol.* 20: 405—410.
- Popova, N. K. (1975): Effect of serotonin on the arousing from hibernation. *Fiziol. Zh. SSSR* 61: 153—156.
- Popovic, V. (1960): Endocrines in hibernation. In: *Mammalian Hibernation*, Lyman, C. P., and A. R. Dawe, Eds., *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.* 124: 105—130.
- Popovic, V., (1964): Cardiac output in hibernating ground squirrels *Am. J. Physiol.* 207: 1345—1348.
- Popovic, V., R. Gerschman, and D. L. Gilbert (1964): Effect of high oxygen pressure on ground squirrels in hypothermia and hibernation. *Am. J. Physiol.* 206: 49—50.
- Popovic, V. P., R. Masironi, and R. Lehr (1969): Distribution of fluoro-uracil-2- C^{14} in hypothermic animals with normothermic tumors. *Cryobiology* 6: 87—92.
- Portius, H. J., and P. Rath (1957): Über die Aktivität der Anteile des Inselorgans im Winterschlaf, nach dem Erwachen aus dem Winterschlaf und nach Kältenarkose. *Z. Biol.* 109: 387—400.
- Prewitt, R. L., G. L. Anderson, and X. J. Musacchia (1972): Evidence for a metabolic limitation of survival in hypothermic hamsters. *Proc. Soc. Exper. Biol. Med.* 140: 1279—1283.
- Rath, P. (1953): Untersuchungen über die Blutzusammensetzung und ihre Beziehungen zur vegetativen Tonuslage beim Hamster (*Cricetus cricetus* L.). *Z. Biol.* 106: 109—123.
- Rath, P. (1956): Die Beteiligung endokriner Organe an Belastungsreaktionen des weißen Blutbildes beim Hamster (*Cricetus cricetus* L.). *Z. Biol.* 108: 300—311.
- Rath, P. (1957): Über die Abhängigkeit der Blutzusammensetzung von der allgemeinen Aktivitätslage beim Hamster. *Zool. Anz.* 159: 139—152.
- Rath, P. (1958): Die bioelektrische Hirntätigkeit des Hamsters im Verlaufe des Erwachens aus Winterschlaf und Kältenarkose. *Z. Biol.* 110: 62—80.
- Rath, P. (1961): Über das Verhalten des Blutzuckers in Winterschlaf und Hypothermie beim Hamster (*Cricetus cricetus* L.). *Z. Biol.* 112: 282—299.
- Rath, P. (1962): Über das Serum-Natrium, -Kalium und -Kalzium des winterschlafenden und hypothermischen Hamsters. *Z. Biol.* 113: 174—204.
- Rath, P. (1964): Mineralhaushalt und hormonale Aktivität im Winterschlaf. *Experientia* 20: 178—191.
- Rath, P. (1967): Thermorezeptoren bei tiefer Temperatur unter besonderer Berücksichtigung des Winterschlafes. *Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. Reihe* 16: 273—297.
- Rath, P. (1975): *Tiere im Winterschlaf*. Leipzig, Jena, Berlin: Urania Verlag.
- Rath, P., and A. Bohn (1975): Der Einfluß von Hirnstammläsionen auf den Winterschlaf des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.). *Acta biol. med. germ.* 34: 1189—1198.
- Rath, P., and H. Hensel (1967): Cutane Thermorezeptoren bei Winterschlaf. *Pflüger's Arch.* 293: 281—302.
- Rath, P., and E. Perlick (1953): Die Gerinnungsfaktoren im Hamsterblut beim Winterschlaf und bei anderen Aktivitätszuständen. *Z. Biol.* 106: 305—318.

- Rauch, J. C. (1973): Sequential changes in regional distribution of blood in *Eptesicus fuscus* (big brown bat) during arousal from hibernation. *Can. J. Zool.* 51: 973—981.
- Rauch, J. C., and D. D. Beatty (1975): Comparison of regional blood distribution in *Eptesicus fuscus* (big brown bat) during torpor (summer), hibernation (winter), and arousal. *Canad. J. Zool.* 53: 207—214.
- Richoux, J. P., and E. Legait (1975): Influence du sommeil sur l'évolution de l'ovaire au cours des périodes hivernale et estivale chez le lérot (*Eliomys quercinus* L.). *Ann. Endocrin. Paris* 35: 1—12.
- Riedesel, M. L. (1960): The internal environment during hibernation. In: *Mammalian Hibernation*, Lyman, C. P., and A. R. Dawe, Eds. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.* 124: 421—435.
- Roberts, J. C., and R. R. Chaffee (1972): Suppression of mitochondrial respiration in hibernation and its reversal in arousal. In: *Proc. Internat. Symp. Environ. Physiol. "Bioenergetics and Temperature Regulation"* FASEB, Smith, R. E., J. L. Shields, J. H. Hannon and B. A. Horwitz, Eds., Bethesda, Maryland, 210—225.
- Roberts, J. C., and R. R. J. Chaffee (1973): Effects of cold acclimation, hibernation and temperature on succinoxidase activity of heart homogenates from hamster, rat and squirrel monkey. *Comp. Biochem. Physiol.* 44 B: 137—144.
- Rosenbaum, R. M., and A. Melman (1964): Cytochemical differences in kidneys from winter-hibernating and aroused bats (*Myotis lucifugus*), with particular reference to the Golgi zone. *J. Cell. Biol.* 21: 325—337.
- Rosenqvist, T. H. (1970): Ultrastructural changes in the plasma membrane and sarcoplasmic reticulum of myocardial cells during hibernation. *Cryobiology* 7: 14—19.
- Rowlatt, U., N. Mrosovsky, and A. English (1971): A comparative survey of brown fat in the neck and axilla of mammals at birth. *Biol. Neonate* 17: 53—83.
- Saarikoski, J. (1968): The effect of cold and electrical stimulation on O_2 consumption of brainstem slices from hibernating and non-hibernating mammals. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A IV, Biol.* 138: 1—10.
- Saarikoski, J. (1969 a): Effect of cold and electrical stimulation on the potassium and water contents of a hibernating and a non-hibernating mammal. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 153: 1—9.
- Saarikoski, J. (1969 b): Effect of cold on the postganglionic action potential of sympathetic ganglia excised from a hibernating and a non-hibernating mammal. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 145: 1—7.
- Saarikoski, J. (1970 a): Effect of cold and electrical stimulation on the potassium and water contents of cerebral cortex slices of a hibernating and a non-hibernating mammal. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 164: 1—6.
- Saarikoski, J. (1970 b): Effect of cold and stimulation on respiration and on potassium and water contents in brain slices of a hibernator and a non-hibernator. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 165: 15.
- Saarikoski, P.-L., and P. Suomalainen (1970): Studies on the physiology of the hibernating hedgehog. 11. Circum-annual changes in the concentration of the blood glucose. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 171: 1—7.

- Saarikoski, P.-L., and P. Suomalainen (1971): Studies on the physiology of the hibernating hedgehog. 12. The glycogen content of the liver, heart, hind-leg muscle and brown fat at different times of the year and in different phases of the hibernating cycle. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 175: 1—7.
- Sacchi, T. B. (1973): La ghiandola sottomandibolare del riccio (*Erinaceus europaeus*) con particolare riferimento alle sue modificazioni durante l'ibernazione ed il risveglio. *Arch. Ital. Anat. Embriol.* 78: 141—163.
- Sarajas, H. S. S. (1954): Observations on the electrocardiographic alteration in the hibernating hedgehog. *Acta Physiol. Scand.* 32: 28—38.
- Sarajas, H. S. S. (1967): Blood glucose studies in permanently cannulated hedgehogs during a bout of hibernation. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 120: 1—11.
- Sarajas, H. S. S., and M. O. Halinen (1970): Peculiarities of blood clotting in natural hibernation. *Scand. J. Clin. Lab. Invest.* 25, Suppl. 113: 64.
- Satinoff, E. (1970): Hibernation and the central nervous system. In: *Progress in Physiol. Psychol.*, New York: Academic Press Inc. 3: 201—236.
- Sauerbier, I. (1976/77, in press): Die Circadianrhythmik während des Winterschlafs. *Nova Acta Leopoldina* 225.
- Saure, L. (1969): Histological studies on the sexual cycle of the male hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.). *Aquilo, Ser. Zoologica* 9: 1—43.
- Scheufler, K., and P. Rath (1967): Das hormonale Gleichgewicht beim winterschlafenden Hamster (*Cricetus cricetus* L.). *Wiss. Z. Univ. Halle*, 16 M: 253—271.
- Schierer, H. (1956): Untersuchungen über das braune Fettgewebe, die sogenannte Winterschlafdrüse, von europäischem Hamster (*Cricetus cricetus* L.) und Wanderratte (*Rattus norvegicus* Erxleben). *Zool. Beiträge NF. Berlin*, 2: 63—125.
- Schmidt, J. P. (1967): Response of hibernating mammals to physical, parasitic and infectious agents. In: *Mammalian Hibernation III*, Fisher, K. C., A. R. Dawe, C. P. Lyman, E. Schönbaum and F. E. South, Eds., Edinburgh: Oliver & Boyd, 421—438.
- Scholl, P. (1974): Temperaturregulation beim madegassischen Igelanrek *Echinops telfairi* (Martin, 1838). *J. comp. Physiol.* 89: 175—195.
- Senturia, J. B., and B. W. Johansson (1972): Body and organ weights, body temperature. In: *Seasonal variations in the physiology and biochemistry of the European hedgehog (Erinaceus europaeus)* including comparisons with non-hibernators, guinea-pig and man. Johansson, B. W. and J. B. Senturia, Eds., *Acta Physiol. Scand.*, Suppl. 380: 21—27.
- Senturia, J. B., S. Stewart, and M. Menaker (1970): Rate-temperature relationships in the isolated hearts of ground squirrels. *Comp. Biochem. Physiol.* 33: 43—50.
- Shtark, M. B. (1965): Physiological regulatory mechanisms in hibernation of mammals (russ.). *Usp. Sovr. Biol.* 60: 384—410.
- Sidky, A. J., L. R. Daggett, and R. Auerbach (1969): Brown fat: Its possible role in immuno-suppression during hibernation. *Proc. Soc. Exper. Biol. Med.* 132: 760—763.
- Skreb, N. (1955): Influence des gonadotrophines sur les Noctules (*Nyctalus noctula*) en hibernation. *C. R. Soc. Biol. (Paris)* 149: 71—74.

- Slonim, M. N., Ed. (1971): Hibernation and seasonal rhythms of physiological functions (russ., engl. summ.). Novosibirsk: Publ. House "Nauka", Siberian Branch.
- Smalley, R. L., and R. L. Dryer (1967): Brown fat in hibernation. In: *Mammalian Hibernation III*, Fisher, K. C., A. R. Dawe, C. P. Lyman, E. Schönbaum and F. E. South, Eds., Edinburgh: Oliver & Boyd, 325—345.
- Smit-Vis, J. H. (1972): The effect of pinealectomy and of testosterone administration on the occurrence of hibernation in adult male golden hamsters. *Acta Morphol. Neerl.-Scand.* 10: 269—282.
- Smit-Vis, J. H., and G. J. Smit (1966): Hibernation in the golden hamster, *Mesocricetus auratus* Waterhouse; a histological study. II. Thyroid gland, islands of Langerhans, adrenal glands and anterior lobe of the hypophysis. *Arch. Néerl. Zool.* 16: 469—496.
- Smith, D. E., and B. Katzung (1966): Mechanical performance of myocardium from hibernating and non-hibernating mammals. *Am. Heart J.* 71: 515—521.
- Smith, R. E., and B. A. Horwitz (1969): Brown fat and thermogenesis. *Physiol. Rev.* 49: 330—425.
- Smith, R. E., J. L. Shields, J. P. Hannon, and B. A. Horwitz Eds., (1972): *Proc. Internat. Symp. Environ. Physiol. "Bioenergetics and Temperature Regulation"* FASEB, Bethesda, Maryland.
- Soivio, A. (1967): Hibernation in the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.). The distribution of blood, the size of the spleen and the hematocrit and hemoglobin values during the annual and hibernating cycles. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 110: 1—71.
- Soivio, A., and R. Kristoffersson (1974): Changes in plasma main inorganic ion concentrations during the hibernation cycle in the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.). *Ann. Zool. Fenn.* 11: 131—134.
- Souhrada, J., and R. W. Bullard (1971): The influence of pH on contractile function of the hamster myocardium. In: *Hibernation Symposium IV, Abstracts vol. papers*, South, F. E., J. P. Hannon, J. R. Willis, E. T. Pengelley and N. R. Alpert, Eds., Aspen, 24.
- South, F. E. (1961): Phrenic nerve — diaphragm preparations in relation to temperature and hibernation. *Am. J. Physiol.* 200: 565—571.
- South, F. E., J. E. Breazile, H. D. Dellmann, and A. D. Epperly (1969): Sleep, hibernation and hypothermia in the yellowbellied marmot (*M. flaviventris*). In: *Depressed Metabolism*, Musacchia, X. Y. and J. F. Saunders, Eds., New York: Amer. Elsevier, 277—312.
- South, F. E., J. P. Hannon, J. S. Willis, E. T. Pengelley, and N. R. Alpert, Eds. (1971): *Hibernation Symposium IV: Abstracts vol. papers*. Aspen.
- South, F. E., J. P. Hannon, J. S. Willis, E. T. Pengelley, and N. R. Alpert, Eds. (1972 a): *Hibernation and Hypothermia, Perspectives and Challenges*. Amsterdam: Elsevier.
- South, F. E., W. C. Hartner, and R. H. Luecke (1975): Responses to preoptic temperature manipulation in the awake and hibernating marmot. *Am. J. Physiol.* 229: 150—160.
- South, F. E., J. E. Heath, R. H. Luecke, L. T. Mihailovic, R. D. Myers, J. A. Panuska, B. A. Williams, W. C. Hartner, and

- H. K. Jacobs (1972 b): Status of the role of the central nervous system and thermoregulation during hibernation and hypothermia. In: *Hibernation and Hypothermia, Perspectives and Challenges*, South, F. E., J. P. Hannon, J. R. Willis, E. T. Pengelley and N. R. Alpert, Eds., Amsterdam: Elsevier, 629—633.
- South, F. E., and W. A. House (1967): Energy metabolism in hibernation. In: *Mammalian Hibernation III*, Fisher, K. C., A. R. Dawe, C. P. Lyman, E. Schönbaum and F. E. South, Eds., Edinburgh: Oliver & Boyd, 305—324.
- South, F. E., and H. K. Jacobs (1973): Contraction kinetics of ventricular muscle from hibernating and non-hibernating mammals. *Am. J. Physiol.* 225: 444—449.
- Spafford, D. C., and E. T. Pengelley (1971): The influence of the neurohumor serotonin on hibernation in the golden-mantled ground squirrel, *Citellus lateralis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 38 A: 239—250.
- Spurrier, W. A., and A. R. Dawe (1973): Several blood and circulatory changes in the hibernation of the 13-lined ground squirrel, *Citellus tridecemlineatus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 44 A: 267—282.
- Stoeckel, M. E., A. Porte, and B. Canguilhem (1967): Sur l'ultrastructure des cellules parafolliculaires de la thyroïde du Hamster sauvage. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, 264: 2490—2492.
- Stones, R. C., and J. E. Wiebers (1965): A review of temperature regulation in bats (Chiroptera). *Am. Midland Naturalist* 74: 155—167.
- Strumwasser, F. (1959 a): Thermoregulatory, brain and behavioral mechanisms during entrance into hibernation in the squirrel, *Citellus beecheyi*. *Am. J. Physiol.* 196: 15—22.
- Strumwasser, F. (1959 b): Regulatory mechanisms, brain activity and behavior during deep hibernation in the squirrel, *Citellus beecheyi*. *Am. J. Physiol.* 196: 23—30.
- Strumwasser, F. (1960): Some physiological principles governing hibernation in *Citellus beecheyi*. In: *Mammalian Hibernation*, Lyman, C. P. and A. R. Dawe, Eds., *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.* 124: 285—320.
- Strumwasser, F., J. J. Gilliam, and J. L. Smith (1964): Long term studies on individual hibernating animals. In: *Mammalian Hibernation II*, Suomalainen P., Ed., *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 71: 399—414.
- Strumwasser, F., F. R. Schlechte, and J. Streeter (1970): The internal rhythms of hibernators. In: *Mammalian Hibernation III*, Fisher, K. C., A. R. Dawe, C. P. Lyman, E. Schönbaum and F. E. South, Eds., Edinburgh: Oliver & Boyd, 110—139.
- Studier, E. H., and D. E. Wilson (1970): Thermoregulation in some neotropical bats. *Comp. Biochem. Physiol.* 34: 251—262.
- Suomalainen, P. (1939): Hibernation of the hedgehog. IV. Serum magnesium and calcium. Artificial hibernation. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A* 53: 1—71.
- Suomalainen, P. (1962): Einige Probleme der Physiologie des Winterschlafes. *Wiss. Z. Univ. Greifswald, math.-nat. Reihe* 11: 15—20.
- Suomalainen, P., Ed. (1964): *Mammalian Hibernation II*. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 71: 1—453.
- Suomalainen, P., and A. Ahlström (1970): Studies on the physiology of the hibernating hedgehog. 8. The concentration of riboflavin and thiamine in liver and heart. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 157: 1—3.

- Suomalainen, P., S. Laukola, and E. Seppä (1969): Studies on the physiology of the hibernating hedgehog. 6. The serum and blood magnesium in relation to seasonal and hibernation cycles. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A IV, Biol.* 139: 1—9.
- Suomalainen, P., and V. Rosokivi (1973): Studies on the physiology of the hibernating hedgehog. 17. The blood cell count of the hedgehog at different times of the year and in different phases of the hibernating cycle. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 198: 1—8.
- Suomalainen, P., and P.-L. Saarikoski (1967): The content of non-esterified fatty acids and glycerol in the blood of the hedgehog during the hibernation period. *Experientia* 23: 457.
- Suomalainen, P., and P.-L. Saarikoski (1970): Studies on the physiology of the hibernating hedgehog. 10. Persistence of a circadian rhythm during the hibernation of the hedgehog. *Commentat. Biol. Soc. Sci. Fenn.* 30, No. 1: 1—5.
- Suomalainen, P., and P.-L. Saarikoski (1971): Studies on the physiology of the hibernating hedgehog. 14. Serum fatty acid, glycerol and total lipid concentrations at different times of the year and of the hibernating cycle. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 184: 1—6.
- Suomalainen, P., and L. Saure (1955): Hibernation and the islets of Langerhans. *Rep. Conf. Soc. Biol. Rhythm, 5th, Stockholm*, 157—160.
- Suomalainen, P., and T. Walin (1972): Studies on the physiology of the hibernating hedgehog. 16. Variation in the nuclear sizes of cells of the supraoptic nucleus of hedgehog during circadian, hibernation, and annual cycles. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 192: 1—5.
- Swan, H. (1971): Vertebrate comparative metabolism revisited: The "surface vs. mass conflict" resolved via the hibernators. In: *Hibernation Symposium IV, Abstracts vol. papers*, South, F. E., J. H. Hannon, J. S. Willis, E. T. Pengelley and N. R. Alpert, Eds., Aspen, 15—16.
- Swan, H. (1974): *Thermoregulation and Bioenergetics, Patterns for Vertebrate Survival*. New York, London, Amsterdam: Elsevier.
- Swan, H., D. Jenkins, and K. Knox (1969): Metabolic torpor in *Protopterus aethiopicus*: An anti-metabolic agent from the brain. *Am. Naturalist* 103: 247—258.
- Tashima, L. S. (1965): The effects of cold exposure and hibernation on the thyroïdal activity of *Mesocricetus auratus*. *Gen. Compar. Endocrin.* 5: 267—277.
- Tempel, G. E., and X. J. Musacchia (1975): Renal function in the hibernating, and hypothermic hamster *Mesocricetus auratus*. *Am. J. Physiol.* 228: 602—607.
- Thomson, J. F., R. L. Straube, and D. E. Smith (1962): The effect of hibernation on liver regeneration in the ground squirrel (*Citellus tridecemlineatus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 5: 297—305.
- Thorell, J., B. W. Johansson, and J. B. Senturia (1972): Carbohydrate metabolism. In: *Seasonal variations in the physiology and biochemistry of the European hedgehog (Erinaceus europaeus) including comparisons with non-hibernators, guinea-pig and man*. Johansson, B. W. and J. B. Senturia, Eds., *Acta Physiol. Scand., Suppl.* 380: 43—48.

- Törö, I., and SZ. Viragh (1966): The fine structure of the liver cells in the bat (*Myotis myotis*) during hibernation, arousal and forced feeding. Z. Zellforsch. 69: 403—417.
- Tucker, V. A. (1968): Oxygen dissociation curve of echidna blood. Comp. Biochem. Physiol. 24: 307—310.
- Turpayev (Turpajew), T. M. (1948): The influence of temperature on the effectivity of acetylcholine and epinephrine on the heart of the hibernating mammal (russ.). Dokl. Akad. Nauk. SSSR 60: 1473—1476.
- Turpayev (Turpajew), T. M., and R. S. Person (1952): The participation of sympathetic nervous system in arousal from hibernation (russ.). Trudy Instit. Morphol. Shivotn. 6: 144—147.
- Twente, J. W., and J. A. Twente (1965): Effects of core temperature upon duration of hibernation of *Citellus lateralis*. J. Appl. Physiol. 20: 411—416.
- Twente, J. W., and J. A. Twente (1967): Seasonal variation in the hibernating behaviour of *Citellus lateralis*. In: Mammalian Hibernation III., Fisher, K. C., A. R. Dawe, C. P. Lyman, E. Schönbaum and F. E. South, Eds., Edinburgh: Oliver & Boyd, 47—63.
- Twente, J. W., and J. A. Twente (1968): Effects of epinephrine upon progressive irritability of hibernating *Citellus lateralis*. Comp. Biochem. Physiol. 25: 475—483.
- Twente, J. W., J. A. Twente, and N. A. Giorgio (1970): Arousing effects of adenosine and adenine nucleotides in hibernating *Citellus lateralis*. Comp. Gen. Pharmacol. 1: 485—491.
- Umahara, Y. (1968): Light and electron microscopic studies on the brown adipose tissue in the bat. Arch. Histol. Jap. 29: 459—464.
- Volkert, W. A., and X. J. Musacchia (1970): Blood gases in hamsters during hypothermia by exposure to He-O₂ mixture and cold. Am. J. Physiol. 219: 919—922.
- Vysochina, T. K. (1971): Seasonal changes in water, potassium and sodium contents in organs of the ground squirrel (*Citellus erythrogenys*). In: Hibernation and Seasonal Rhythms of physiological Functions (russ. engl. summ.), Slonim, M. N. Ed., Novosibirsk: Publ. House "Nauka", Siberian Branch, 205—221.
- Walén, T., A. Soivio, and R. Kristoffersson (1968): Histological changes in the reproductive system of female hedgehog during the hibernation season. Ann. Zool. Fenn. 5: 227—229.
- Wang, L. C.-H. (1973): Radiotelemetric study of hibernation under natural and laboratory conditions. Am. J. Physiol. 224: 673—677.
- Wang, L. C.-H., and J. W. Hudson (1970): Some physiological aspects of temperature regulation in the normothermic and torpid hispid pocket mouse, *Perognathus hispidus*. Comp. Biochem. Physiol. 32: 275—293.
- Wang, L. C.-H., and J. W. Hudson (1971): Temperature regulation in normothermic and hibernating eastern chipmunk, *Tamias striatus*. Comp. Biochem. Physiol. 38 A: 59—90.
- Webber, R. H., and F. C. Kallen (1968): The sympathetic trunk of a hibernator, the bat *Myotis lucifugus*. J. Comp. Neurol. 134: 151—162.

- Weber, E.-G., and K. Scheufler (1970): Die Wirkung der Hypothermie auf den Insulingehalt des Pankreas beim Hamster (*Cricetus cricetus* L.). Zool. Jb. Physiol. 75: 402—408.
- Weidler, D. J., A. M. Earle, G. G. Meyers, and G. C. Sieck (1974): Effect of hypothalamic lesions on temperature regulation in hibernating ground squirrels. Brain Research 65: 175—179.
- Weigold, H. (1973): Jugendentwicklung der Temperaturregulation bei der Mausohrfledermaus, *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797). J. Comp. Physiol. 85: 169—212.
- Wells, H., M. Makita, W. Wells, and P. Krutzsch (1965): A comparison of the lipid composition of brown adipose tissue from male and female bats (*Myotis lucifugus*) during hibernating and non-hibernating seasons. Biochem. Biophys. Acta 98: 269—277.
- Wells, L. A. (1971): Circulatory patterns of hibernators. Am. J. Physiol. 221: 1517—1520.
- Wells, L. A. (1972): Permeability of the blood-brain barrier system to rubidium in euthermia, hibernation and hypothermia. Comp. Biochem. Physiol. 42 A: 551—557.
- Wenberg, G. M., and J. C. Holland (1973 a): The circannual variations in the total serum lipids and cholesterol with respect to body weight in the woodchuck (*Marmota monax*). Comp. Biochem. Physiol. 44 A: 577—583.
- Wenberg, G. M., and J. C. Holland (1973 b): The circannual variations of thyroid activity in the woodchuck (*Marmota monax*). Comp. Biochem. Physiol. 44 A: 775—780.
- Wenberg, G. M., and J. C. Holland (1973 c): The circannual variations of some of the hormones of the woodchuck (*Marmota monax*). Comp. Biochem. Physiol. 46 A: 523—535.
- Whitten, B. K. (1971): Regulation of hepatic protein synthesis in the hibernator. In: Hibernation Symposium IV. Abstracts vol. papers, South, F. P., J. P. Hannon, J. R. Willis, E. T. Pengelley and N. R. Alpert Eds., Aspen, 6.
- Whitten, B. K., and G. J. Klain (1969): NADP-specific dehydrogenases and hepatic lipogenesis in the hibernator. Comp. Biochem. Physiol. 29: 1099—1104.
- Williams, B. A., and J. E. Heath (1971): Thermoregulatory responses of a hibernator to preoptic and environmental temperatures. Am. J. Physiol. 221: 1134—1138.
- Williams, D. D., and R. L. Rausch (1973): Seasonal carbon dioxide and oxygen concentrations in the dens of hibernating mammals (Sciuridae). Comp. Biochem. Physiol. 44 A: 1227—1237.
- Willis, J. S. (1962): Resistance of tissues of hibernating mammals to cold swelling. J. Physiol. (London) 164: 51—65.
- Willis, J. S. (1966): Characteristics of ion transport in kidney cortex of mammalian hibernators. J. Gen. Physiol. 49: 1221—1239.
- Willis, J. S. (1967): Cold adaptation of activities of tissues of hibernating mammals. In: Mammalian Hibernation III. Fisher, K. C., A. R. Dawe, C. P. Lyman, E. Schönbaum and F. E. South, Eds., Edinburgh: Oliver & Boyd, 356—382.
- Willis, J. S. (1968): Cold resistance of kidney cells of mammalian hibernators: cation transport vs. respiration. Am. J. Physiol. 214: 923—928.

- Willis, J. S., L. S. T. Fang, C. Gitler, N. Mendler, M. C. Neville, M. W. Smith, and G. D. V. van Rossum (1972): Perspectives on the role of membranes in hibernation and hypothermia. In: Hibernation and Hypothermia, Perspectives and Challenges, South, F. E., J. P. Hannon, J. R. Willis, E. T. Pengelley and N. R. Alpert, Eds., Amsterdam: Elsevier, 281—288.
- Willis, J. S., S. S. Goldman, and R. F. Foster (1971): Tissue K concentration in relation to the role of the kidney in hibernation and the cause of periodic arousal. *Comp. Biochem. Physiol.* 39 A: 437—445.
- Wimsatt, W. A. (1969): Some interrelations of reproduction and hibernation in mammals. Dormancy and Survival, Symp. Soc. Exper. Biol. 23th, 511—549.
- Wolf, L. L., and F. R. Hainsworth (1972): Environmental influence on regulated body temperature in torpid hummingbirds. *Comp. Biochem. Physiol.* 41 A: 167—173.
- Wolff, H. (1970): Das Glykogenverteilungsmuster in der Medulla oblongata und in einigen anderen Hirnabschnitten winterschlafender Igel. *Z. Zellforsch.* 107: 284—310.
- Wyss, O. A. M. (1932): Winterschlaf und Wärmehaushalt, untersucht am Siebenschläfer (*Myoxus glis*). *Pflüger's Arch.* 229: 599—635.
- Yousef, M. K., and W. G. Bradley (1971): Physiological and ecological studies on *Citellus lateralis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 39 A: 671—682.
- Yousef, M. K., D. Robertson, and H. D. Johnson (1967): Effect of hibernation on oxygen consumption and thyroidal I^{131} release rate of *Mesocricetus auratus*. *Life Sciences* 6: 1185—1194.
- Yurissova, M. N. (1971): Seasonal dynamics of the state of hypothalamo — hypophyseal neurosecretory system in ground squirrels. In: Hibernation and Seasonal Rhythms of Physiological Functions (russ., engl. summ.), Slonim, M. N. Ed. Novosibirsk: Publ. House "Nauka", Siberian Branch, 8—27.
- Zatzman, M. L., and F. E. South (1972): Renal function of the awake and hibernating marmot, *Marmota flaviventris*. *Am. J. Physiol.* 222: 1035—1039.
- Zatzman, M. L., and F. E. South (1975): Concentration of urine by the hibernating marmot. *Am. J. Physiol.* 228: 1326—1340.
- Zimny, M. L. (1964): Enzyme activities during hibernation and arousal in the ground squirrel, *Citellus tridecemlineatus*. In: Mammalian Hibernation II. Suomalainen, P., Ed., *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV, Biol.* 71: 443—453.
- Zimny, M. L., and C. Bourgeois (1960): Histochemical localization of some enzymes in the kidney of a hibernator. *J. Cell. Comp. Physiol.* 56: 93—102.
- Zimny, M. L., and R. Clement (1961): Enzyme localization in the kidney of the "awakening" ground squirrel. *Anat. Record* 139: 290.
- Zimny, M. L., R. Crosby, and J. Schoendorf (1964): Ultrastructure of lipid in the liver of the ground squirrel. *Anat. Record* 148: 354.
- Zimny, M. L., and E. D. Levy, Jr. (1971): Ultrastructure of mesangial and juxtaglomerular cells in the kidney of a hibernator. *Z. Zellforsch.* 118: 326—332.

Addresses of the authors:

Prof. Dr. P. Raths, Physiologisches Institut der Martin Luther Universität Halle-Wittenberg, DDR 402 Halle, Leninallee 6.

Prof. Dr. E. Kulzer, Institut für Biologie III, Lehrstuhl Zoophysiologie, Abtlg. Physiol. Ökologie, BRD 7400 Tübingen, Auf der Morgenstelle 28.

QL
1
B716
SI

SECONDARY CONTACT ZONES
OF BIRDS
IN NORTHERN IRAN

by

JURGEN HAFFER



BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 10
1977

Herausgeber:

ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den „Bonner Zoologischen Beiträgen“ zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten und Bestellungen sind an die Schriftleitung zu richten.

This series of monographs, published by the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in „Bonner Zoologische Beiträge“.

Correspondence concerning manuscripts for publication and purchase orders should be addressed to the editor.

L'Institut de Recherches Zoologiques et Museum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les „Bonner Zoologische Beiträge“.

Toute correspondance concernant des manuscrits pour cette série ou des commandes doivent être adressées à l'éditeur.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 10, 1977

Preis 16 DM

Schriftleitung/Editor:

Dr. H. E. Wolters

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

Adenauerallee 150—164, 53 Bonn, Germany

Druck: Bonner Universitäts-Buchdruckerei

SECONDARY CONTACT ZONES
OF BIRDS
IN NORTHERN IRAN

by

JÜRGEN HAFFER

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 10
1977

Herausgeber:

ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

Contents

	Page
1. Introduction	5
1.1. Methods and material	8
1.2. Acknowledgements	8
2. Interrelationship of Black-eared Wheatear (<i>Oenanthe hispanica</i> [L.]) and Pied Wheatear (<i>O. pleschanka</i> [Lep.])	9
2.1. Coloration and taxonomy	12
2.1.1. Black-eared Wheatear (<i>O. hispanica</i>)	12
2.1.2. Pied Wheatear (<i>O. pleschanka</i>)	16
2.2. Distribution	17
2.2.1. Geographical distribution	17
2.2.2. Ecological distribution (including other <i>Oenanthe</i> species)	18
2.3. Contact zone in Elburz Mountains	20
2.3.1. Plumage phenotypes	20
2.3.2. Geographical occurrence of plumage phenotypes	28
2.4. Other contact zones	34
2.5. Discussion	37
2.5.1. Interpretation of field data	37
2.5.2. Origin of polymorphism	39
3. Interrelationship of Black-headed Bunting (<i>Emberiza melanocephala</i> Scop.) and Red-headed Bunting (<i>E. bruniceps</i> Brandt)	42
3.1. Coloration and taxonomy	43
3.1.1. Black-headed Bunting (<i>Emberiza melanocephala</i>)	43
3.1.2. Red-headed Bunting (<i>Emberiza bruniceps</i>)	45
3.2. Geographical and ecological distribution	45
3.3. Contact zone in northeastern Iran	49
3.3.1. Contact zone south of Elburz Mountains	49
3.3.2. Contact zone north of Elburz Mountains	53
3.4. Discussion	53

	Page
4. Historical interpretation	54
4.1. Climate and vegetation	54
4.2. Secondary contact zones	57
5. Summary	58
6. Zusammenfassung	59
7. References	61

1. Introduction

Members of several avian subspecies and species pairs are in contact in northern and northeastern Iran (Stresemann 1928, Meise 1928, 1975). These pairs usually consist of a western (European or Mediterranean) member and an eastern (Asian) member. Examples of hybridizing forms include the black-headed and gray-headed subspecies groups¹⁾ of the Goldfinch (*Carduelis carduelis*), the green-backed and gray-backed subspecies groups¹⁾ of the Great Tit (*Parus major*), and the red-backed and brown-backed subspecies groups¹⁾ of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*). Vaurie (1949 a, 1950 a, 1955) discussed these situations in some detail on the basis of his study of museum skins. Restricted hybridization occurs between the Black-headed Bunting (*Emberiza melanocephala*) and the Red-headed Bunting (*E. bruniceps*), which Paludan (1940) found interbreeding at one locality (see also Vaurie 1956). The interrelationship in northeastern Iran of the reed warblers *Acrocephalus arundinaceus* und *A. stentoreus* remains unknown. In two additional cases (i. e. the wheatears *Oenanthe hispanica* / *O. pleschanka* and the nuthatches *Sitta neumayer* / *S. tephronota*), Vaurie (1949 b, 1950 b) described a range overlap of the western and eastern species in Iran.

The allies of these various species and megasubspecies pairs probably originated in geographic isolation and are in secondary contact in northern and northeastern Iran today. Depending upon the stage in the differentiation process they had reached prior to establishing contact, these forms either hybridized to a greater or lesser extent or they made contact without gene exchange. In the latter case, the species replaced each other geographically or they overlapped their ranges depending upon the degree of divergence in their ecological requirements.

Grant (1975) studied the interrelationship of the two nuthatches in the area of sympatry in southwestern Iran and discussed in detail the associated problems of character displacement. However, no field studies of any of the species or megasubspecies in contact in northern and northeastern Iran have been carried out so far. I sampled peripheral and, if developed, intermediate populations of selected allies along several transect lines and gathered data on the ecological occurrence of these populations. It was hoped that the results would facilitate an objective evaluation of the taxonomic status of the allies in contact and permit an interpretation of their evolutionary history. A correlation of the zoogeographical results with the climatic-vegetational history of Iran during the

¹⁾ These well differentiated intraspecific assemblages each consisting of several clinal forms are examples of 'megasubspecies', as recently defined by Amadon & Short (1976).

Quaternary will contribute data toward a general discussion of faunal differentiation in the Middle East.

I obtained field records and specimens of the common wheatears *Oenanthe hispanica* / *O. pleschanka* and the locally numerous buntings *Emberiza melanocephala* / *E. bruniceps* sufficient for an initial analysis of these cases. However, further detailed studies based on color-marked individuals will be needed to understand more fully the interrelationship of these weakly differentiated species.

The members of additional pairs of avian species and subspecies meet or almost meet in various parts of Iran. No field studies of any of these contact zones or potential contact zones have been carried out, although the problems involved would justify an intensive field effort. The sparse distributional knowledge on these avian pairs has been discussed by Vaurie in his detailed "Systematic notes of Palearctic birds" (Amer. Mus. Novitates, 1953—1964; see also Vaurie 1959, Schüz 1959, Meise 1975 and Vuilleumier 1977, who listed some of these pairs and reviewed a few recent publications).

Buteo buteo and *Buteo rufinus*: The supposed overlap zone of the breeding ranges of these species in Turkey, Transcaucasia and north of the Elburz Mountains in Iran merits detailed study, as *B. buteo* is a bird of forested terrain and *B. rufinus* normally inhabits dry steppes and semideserts.

Accipiter brevipes and *Accipiter badius*: There are only few records which indicate the sympatric breeding of these sparrow hawks in northern and western Iran; additional data are desirable.

Falco peregrinus and *Falco pelegrinoides*: The larger northern *F. peregrinus* is replaced south of the Elburz Mountains by the smaller and lighter colored *F. pelegrinoides* with a possible overlap zone in Khorasan Province, northeastern Iran.

Phasianus colchicus (*colchicus* group and *principalis* group): Populations of the western *colchicus* group in Iran inhabit the Caspian forest and northern lowlands. It is unknown whether they are presently still in contact with the eastern white-winged *principalis* group which occurs in the Hari-Rud Valley of northeasternmost Iran. No pheasants have been reported recently from northern Khorasan Province near the Russian border (Scott & Howell 1976), although they probably once occupied this area. Male specimens recently collected by Mr. D. L. Howell (Iran Department of the Environment) near the southeastern corner of the Caspian Sea and also 180 km to the northeast in Mohammed Reza Shah National Park are similar in general plumage coloration to the Caspian populations further west (*P. c. talyschensis*) and differ in this respect from *principalis*. However, their upperwing coverts are rather variable in color ranging from extensively whitish to irregular buff. The coloration of *P. c. "persicus"* inhabiting the scrub and forest to the southeast of the Caspian Sea may indicate geneflow to take place or to have taken place prior to habitat destruction in northeastern Iran between the western *colchicus* group with brown upper wing coverts and the eastern *principalis* group with pure white upper wing coverts. The reduced white subterminal spots on some neck feathers in "*persicus*" support the same suggestion. Mr. Howell will, hopefully, continue his study of the pheasants in northern Iran.

Picus viridis and *Picus squamatus*: Extensive deforestation in Iran probably destroyed a potential contact zone between these species in Khorasan and Baluchistan Provinces.

Dendrocopos major and *Dendrocopos leucopterus*: These representative woodpeckers may have been or may still be in contact in northern Khorasan Province, northeastern Iran, although the destruction of woodland possibly led to the disappearance of these species from this part of the country; see Erard & Etchecopar (1970: 63) for a recent questionable observation of *D. leucopterus* in Khorasan.

Dendrocopos syriacus and *Dendrocopos assimilis*: These woodpeckers are in contact in the Bandar Abbas region, southwestern Iran, where hybrid specimens have been collected (Vaurie; Erard & Etchecopar 1970).

Alauda arvensis and *Alauda gulgula*: The breeding ranges of these largely representative skylarks overlap in Russian Turkestan and in southcentral Iran (Yazd, Kerman), although the sympatric occurrence of these species in the latter region requires confirmation.

Anthus campestris and *Anthus similis*: The Tawny Pipit is widespread in the Elburz Mountains. It is replaced by *A. similis* on the dry mountains of southern and western Iran. Both species may be in contact in the northwestern Zagros Range.

Motacilla alba dukhunensis and *M. alba personata*: The population of the White Wagtail inhabiting the southern slope of the Elburz Mountains and central Iran are highly variable phenotypically and may represent hybrid populations between the northern form *M. a. dukhunensis* and the eastern subspecies *M. a. personata* (Vaurie; Erard & Etchecopar 1970).

Corvus corone orientalis and *Corvus corone sharpii*: The zone of hybridization between these black and gray-mantled forms occupies portions of Afghanistan and may continue into eastern Iran.

Corvus corax and *Corvus ruficollis*: The former species occupies northern Iran and is generally replaced in the more arid and warmer portions of southern Iran by *C. ruficollis*, although areas of overlap apparently do exist. Details of the distribution and interaction of these ravens are unknown.

Sylvia curruca, *Sylvia minula* and *Sylvia althaea*: The ranges of these white-throats overlap widely in Iran but the ecological interrelationship of the largely representative species requires detailed study.

Oenanthe x. xanthoprymna and *Oenanthe x. chrysopygia*: These forms hybridize extensively (?) where they are in contact in western Iran but details are unknown.

Phoenicurus o. ochruros and *P. o. phoenicuroides*: The belly is gray in the European subspecies and chestnut in Asiatic forms. Populations inhabiting northwestern Iran and the Caucasian region are variously intermediate indicating geneflow to take place between the western and eastern birds.

Turdoides caudatus and *Turdoides altirostris*: These closely similar babblers are sympatric in Lower Iraq and in southwestern Iran (Vaurie; Diesselhorst 1962).

Parus major and *Parus bokharensis*: The Turkestan Tit is in contact with the Great Tit in northeastern Iran near the Russian border; details are unknown. The representative western and eastern forms of the following two pairs of tits, viz. *Parus ater chorassanicus* / *P. a. melanolophus* and *Parus caeruleus raddei* / *P. (cyanus) flavipectus*, are probably separated by a distributional gap due to lack

of suitable habitat in the area of the boundary between northeastern Iran and Afghanistan.

Remiz pendulinus (*pendulinus* group and *macronyx* group): Populations of the Penduline Tit intermediate between the conspicuously different *pendulinus* and *macronyx* groups are known from northeastern and eastern Iran; they are highly variable phenotypically. A study of this species is made difficult because of the localized occurrence of isolated populations in reed beds with willows and poplars.

Passer montanus transcaucasicus and *Passer m. dilutus*: It remains to be determined whether the rather abrupt transition of pigmented *transcaucasicus* populations into pale *dilutus* in the Gorgan region of northeastern Iran corresponds to normal clinal variation or to a secondary contact zone.

Rhodopechys githaginea and *Rhodopechys mongolica*: A fairly narrow zone of regional overlap between these closely similar species exists in Afghanistan, northern Iran and in Transcaucasia. Panov & Bulatova (1972) analysed the interrelationship of these species in the latter area.

1.1. Methods and material

In a study of secondary contact zones of migratory birds it is essential to investigate stationary populations on their breeding grounds. For this reason field work related to this project was restricted mainly to the period early May through June 1976 (28 field days). Late migrants may be encountered in northern Iran into early May and early vagrants or dispersing adults during their post-breeding molt period may be found as early as July. Because of this limitation set by the birds themselves and because the surveys were carried out from Tehran during spare time, fieldwork has been less extensive than would be desirable. However, the basic aspects of some contact zones have become apparent and our results will, hopefully, be of use to future workers in the field.

The study area in northern Iran comprises the foothills and valley systems of the Elburz Range west to the mountains of Azerbaijan and east to the Kopet Dag of Khorasan Province (Map). The surveys were carried out by car and specific areas were walked on foot. Notes were taken on the general ecology of the areas visited and on details of the occurrence of the birds investigated.

I studied my collection in Tehran and compared specimens from Iran and from other countries at the following museums: American Museum of Natural History (AMNH), New York; Field Museum of Natural History (FMNH), Chicago; British Museum (Natural History, BMNH), Tring; Museum A. Koenig, Bonn; Senckenberg-Museum, Frankfurt; Naturkunde-Museum, Berlin.

The specimens collected during this study have been deposited at the Museum A. Koenig, Bonn.

1.2. Acknowledgements

I thank Mr. M. Hutchinson for enthusiastic assistance on several field trips in the Elburz Mountains during May and June 1976. Mr. R. Khazai, Department of the Environment, Tehran, accompanied me on an excursion to Azerbaijan and the western Elburz Range in early June 1976; his help is much appreciated. Drs. H. Zadek-Koorosh, F. Harrington, L. Cornwallis, D. A. Scott and Mr. R. Tuck of the Department of the Environment, Tehran, provided the necessary survey and collecting permits. I thank Drs. D. A. Scott and L. Cornwallis also for repeated discussions on the interrelationship of several avian species and subspecies pairs in Iran. They generously put at my disposal unpublished locality records of Iranian wheatears. Drs. L. Short, New York, and M. A. Traylor, Chicago, com-

mented on several points discussed in the text and Dr. F. Salomonsen gave me information on several specimens in the Copenhagen Museum. Drs. F. Vuilleumier, New York, and H. E. Wolters, Bonn, obtained for me copies of a number of publications unavailable in Iran. Mrs. R. Cornwallis translated several pages of Russian text. In addition, Dr. L. Cornwallis and Mr. R. Robinson kindly read the manuscript and made valuable suggestions for its improvement. I gratefully acknowledge this help.

The curators of the following museums granted me access to the collections under their care: American Museum of Natural History, New York (W. Lanyon), Field Museum of Natural History, Chicago (M. A. Traylor), British Museum (Natural History), Tring (D. Snow), Museum A. Koenig, Bonn (H. E. Wolters), Senckenberg Museum, Frankfurt (J. Steinbacher), and Naturkunde-Museum, Berlin (G. Mauersberger).

2. Interrelationship of Black-eared Wheatear (*Oenanthe hispanica* (Linnaeus)) and Pied Wheatear (*Oenanthe pleschanka* (Lepechin)¹)

These two species of wheatear are attractive birds with black and white plumage which are basically similar to other members of the genus *Oenanthe*. The Black-eared and Pied Wheatears are both polymorphic and occur as black-throated and white-throated morphs within their respective ranges. However, the percentage occurrence of morphs varies geographically. Ecologically, the western *O. hispanica* of the Mediterranean area resembles the eastern *O. pleschanka* which inhabits the island of Cyprus and arid regions of central and eastern Asia. They meet in eastern Bulgaria, Transcaucasia, northern Iran and on the Mangyshlak Peninsula on the eastern coast of the Caspian Sea (Fig. 1). Together, *O. hispanica* and *O. pleschanka* form a superspecies (Voous 1960).

Early authors considered the various plumage phases of these wheatears as separate species until sufficient field data and specimens became available to prove that these morphs are nothing but different phenotypes of the same species complexes (Hartert 1910, Reiser 1911, Ticehurst 1927). Certain intermediate specimens later indicated to Kleinschmidt (1936, 1938), Gladkov (1954) and Portenko (1954) that *hispanica* and *pleschanka* should be considered as geographical races of the same species. That view was challenged by Grote (1939) and Vaurie (1949 b) who pointed out that *hispanica* and *pleschanka* occurred together at several localities and even overlapped their ranges in western Iran. Voous (1960), Ripley (1964) and Stresemann et al. (1967) followed Vaurie (1949 b) in considering *hispanica* and *pleschanka* as separate species with overlapping ranges. However, the latter authors pointed out that occasional hybrids do occur, apparently in those portions of Transcaucasia and Iran where one of the parent species is much rarer than the other.

¹) Regarding the use of Lepechin's name *pleschanka* rather than *leucomela* Pallas see Vaurie (1966).

Fig. 1: Distribution of Black-eared Wheatear (*Oenanthe hispanica*; solid area) and Pied Wheatear (*O. pleschanka*; hatched area).
 Ranges adapted and modified from Stresemann et al. (1967).

Explanation: The two parapatric species meet in areas I (eastern Bulgaria), II (Transcaucasia), III (Mangyshlak Peninsula) and IV (northern Iran), where hybrids occur near the contact zone. Birds sketched illustrate male plumages occurring within each species range. 1—5 *Oenanthe hispanica*: 1 & 2—'stapazina' phase of *O. h. hispanica* with reduced black throat. 3. — normal 'stapazina' phase of *O. h. hispanica* (western Mediterranean area). 4. — 'aurita' morph of *O. h. hispanica* and *O. h. melanoleuca* (black frontal band wider in latter form). 5. — 'stapazina' morph of *O. h. melanoleuca* (southern Italy to Iran). 6 & 7 — *Oenanthe pleschanka*: 6 — normal black-throated plumage. 7 — rare 'vitiata' morph. Contact area IV (northern Iran) is shown in more detail on fold-out map at end of wheatear section.



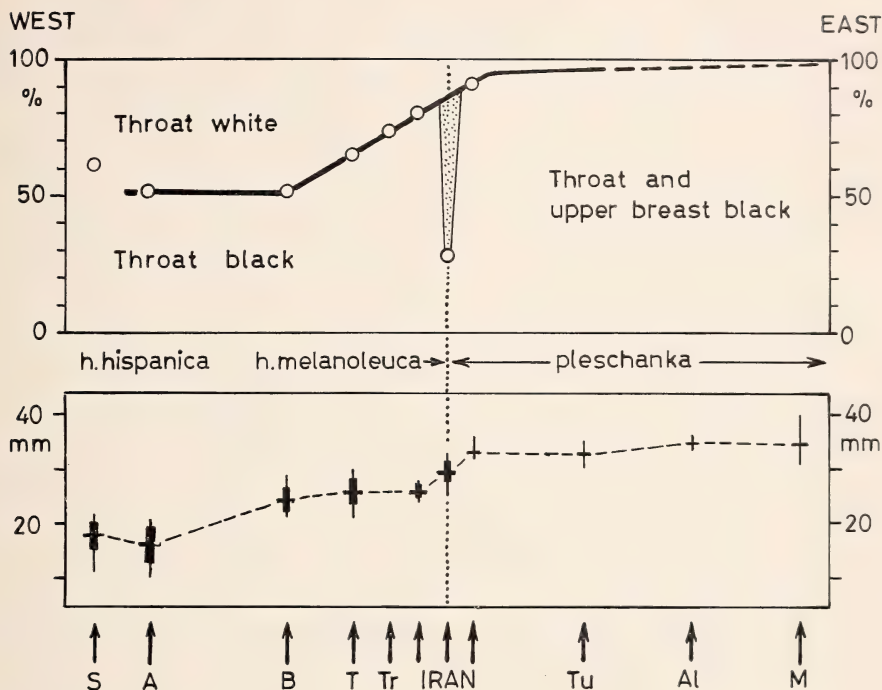


Fig. 2: Polymorphism and extent of black throat color in males of Black-eared Wheatear (*Oenanthe hispanica*, left) and Pied Wheatear (*O. pleschanka*, right).

Explanations: Above — Composition of male populations in percent of white-throated and black-throated individuals. Stippled — hybrids near contact zone of *O. hispanica* and *O. pleschanka*. Below — Extent (mm) of black throat in 'stapazina' morph of *O. hispanica* (left) and in *O. pleschanka* (right). See Tables 2 to 4 for sample sizes. Notice increasing percentage of black-throated morph and increasing extent of black throat color from west to east.

S — Spain. A — Northwestern Africa (Morocco, Alger, Tunisia). B — Balkan Peninsula. T — Turkey. Tr — Transcaucasia. Iran — northwestern, northern, northeastern. Tu — Turkestan. Al — Altai Mountains. M — Mongolia.

I studied the interrelationship of these two wheatears at the contact zone in the Elburz Mountains of northern Iran to ascertain their degree of differentiation and taxonomic status. The analysis is based on field data of about 110 males (29 obtained) and on the rich material of the museums visited. Briefly, the results show that *hispanica* and *pleschanka* replace each other geographically¹⁾ and that near the contact zone intermediate phenotypes are more numerous than was previously suspected. This indicates that gene flow takes place between these forms. Introgressive hybridization and the parapatric distribution in the Elburz Mountains

¹⁾ Recently, Cornwallis (1975) also disputed the alleged sympatric occurrence of these species in southwestern Iran and Scott et al. (1975) illustrated in their field guide an essentially parapatric distribution pattern of *O. hispanica* and *pleschanka* in Iran without, however, discussing any details.

confirm the interpretation that *hispanica* and *pleschanka* are closely allied. Although near the level of well differentiated subspecies, the extent of hybridization is insufficient to treat both forms as conspecific. They should be considered as weakly separated species. I interpret the dimorphism of throat color observed in the main ranges of both species as due to introgression of characters of the respective ally: A massive westward introgression of the black-throat-character into the range of *O. hispanica* ('*stapazina*' morph) permitted only a correspondingly reduced eastward introgression of the white-throat-character into the range of *O. pleschanka* ('*vittata*' morph).

After completion of this manuscript I received through the courtesy of Dr. F. Vuilleumier, New York, a copy of the interesting article by Panov & Ivanitzky (1975) discussing evidence for extensive hybridization between *O. hispanica* and *O. pleschanka* on the Mangyshlak Peninsula, eastern Caspian Sea. Our results obtained in northern Iran confirm and extend these authors' conclusions.

2.1. Coloration and taxonomy

Oenanthe hispanica and *O. pleschanka* are similar in wing formula, size, proportions (Table 1), in female and immature plumage; the amount of black in the tail varies greatly in both species (Vaurie 1949 b).

2.1.1. Black-eared Wheatear (*O. hispanica*). — In adult males the body plumage is mainly white including the entire back and, in the '*aurita*' (or '*amphileuca*') morph, chin and throat. The wings are deep black as are the sides of the head, i. e. lores to ear covert. In the black-throated morph ('*stapazina*'), the chin and throat are also black. The throat is more extensively black in the '*stapazina*' morph of eastern populations from southern Italy and Turkey to Iran (*O. h. melanoleuca*) than in the '*stapazina*' morph of the nominate subspecies (*O. h. hispanica*) inhabiting the countries around the western Mediterranean Sea (Kleinschmidt 1936, 1938; Vaurie 1949 b). My measurements are summarized in Table 2 (see also figures 1 and 2): The black throat averages 24—28 mm long in *O. h. melanoleuca* and only 14—18 mm in *O. h. hispanica*. A black frontal band is also wider in the eastern subspecies (average 2 mm) than in the western form (average 0.4—0.5 mm). I could not find any difference in the latter character in white-throated and black-throated individuals. One bird had the entire forehead and lores white.

The reduction in the extent of the black throat color results in the occurrence of some '*stapazina*' males in Spain and northwestern Africa which have only the chin and upper throat colored black; also their shoulder feathers are mostly white. Birds with a reduced black throat like those sketched by Hartert (1925) and the ones illustrated here (Fig. 1) are intermediate between the black-throated and white-throated morphs. Such

Table 1: Measurements (mm) of adult males of Black-eared Wheatear (*Oenanthe hispanica melanoleuca*), Pied Wheatear (*O. p. pleschanka*) and their hybrids. Material collected in northern Iran during May—June 1976

Species	Wing (flat)				Tail			Bill from nostril		
	N	Range	Mean	σ	Range	Mean	σ	Range	Mean	σ
<i>O. hispanica melanoleuca</i> ¹⁾	9	90—95	92.2	1.98	58 —65	62.1	2.28	8.2—9.9	9.2	0.62
<i>O. hispanica melanoleuca</i> × <i>O. pleschanka</i>										
Type II b, c, d	8	91—96	92.4	1.72	59.5—62.5	61.1	1.05	8.4—9.5	9.0	0.35
Type II f	4	89.5—93	91.1	1.65	59 —63	60.2	1.89	8.5—9.5	9.2	0.49
<i>O. pleschanka</i> ²⁾	5	90—93	91.6	1.14	59 —62	60.2	1.64	9.0—9.5	9.2	0.18

¹⁾ The population in southwestern Iran (Fars) measures (mm): 19 males wing 90.8 ± 2.8 , tail 61.9 ± 2.5 ; 22 females wing 89.0 ± 2.7 , tail 58.8 ± 3.0 (Cornwallis 1975).

²⁾ Migrants measured in southwestern Iran (Fars) include larger birds from the eastern part of the breeding range of this species: 22 males wing 94.7 ± 2.0 , tail 61.8 ± 2.0 and 13 females wing 90.8 ± 2.7 and tail 57.8 ± 2.6 (Cornwallis 1975). By comparison, 16 males of *O. pleschanka cyprica* measure (mm) wing $83—90$ (86.4), tail $51—60$ (54.9) after Vaurie (1949 b: 17), bill $8.3—9$ (8.6).

individuals, however, occur only at the western extreme of a cline characterized by gradually reduced black pigmentation. Similar individuals are unknown in the main species range to the east, where the '*stapazina*' morph has an increasingly extensive black throat. It remains unknown whether the morphic characters in this species or in other species of

Table 2: Extent of black on forehead, black throat and black back in adult males of *Oenanthe hispanica*, *O. pleschanka* and their hybrids. Measurements in millimeters.

	Black Forehead			Black Throat			Black Back		
	N	Range	Mean	Range	Mean	σ	Range	Mean	σ
<i>O. h. hispanica</i>									
Morocco	27	0—0.5	0.4	10—21	16.8	3.37	—		
Algier	10	—	—	13—20	16.7	2.21	—		
Tunisia	11	0—2	0.4	11—20	14.5	2.70	—		
Spain	34	0—1	0.5	11—22	17.8	2.61	—		
<i>O. h. melanoleuca</i>									
Italy, south	7	1—3	2	20—28	23.9	3.24	—		
Balkan	22	1—3	2	21—29	24.2	2.22	—		
Greece	10	2—3	2	19—28	24.5	2.99	—		
Turkey	21	1—3	2	21—30	25.9	2.39	—		
NW Iran	9	0.5—3	1.5	24—28	26.1	1.35	—		
SW Iran	11	0—3	2	24—31	27.3	2.48	—		
<i>O. h. melanoleuca</i> x <i>O. p. pleschanka</i>									
Type II b, c, d ¹⁾	13	0.5—3	1	28—33	30.4	1.26	(trace in II d)		
Type II f ²⁾	4	1—1.5	1.2	25—30	27.2	2.22	23—29	25.0	2.83
<i>O. p. pleschanka</i>									
NE Iran	5	1—1.5	1.2	32—36	32.8	1.79	25—32	28.8	2.59
Turkestan	7	0—1	0.4	30—35	32.7	1.89	25—35	29.6	4.08
Altai	7	0—1	0.5	34—36	34.9	0.90	26—30	27.6	1.40
Mongolia	8	0—1	0.6	31—40	34.5	3.20	25—35	30.9	3.34
SW Iran ³⁾	13	0—1	0.3	33—38	35.1	1.63	26—38	32.0	3.83
East Africa ³⁾	7	0.5—2	1.0	35—41	37.6	2.07	30—38	32.0	3.06

¹⁾ First primary extends 1 mm (range —1 to 4 mm) beyond primary coverts.

²⁾ First primary extends 2.9 mm (range 2 to 5 mm) beyond primary coverts.

³⁾ Migrants which probably include larger birds from the eastern part of the breeding range of *O. pleschanka*.

Oenanthe are directly advantageous or whether they represent non-adaptive correlates of other characters of selective value.

Vaurie (1949 b) and Mayr & Stresemann (1950) concluded from their data that the percentage of black-throated males increases in *hispanica* eastward from about 50 % in the western Mediterranean area to 64 % in Iran. Wadley (1951) and Kumerloeve (1962, 1975) stated that in Turkey the 'stapazina' morph usually is conspicuously more common than the white-throated morph (see also Table 3 and Fig. 2). Panov (1974 : 95) and Panov & Ivanitzky (1975) reported that 74 % of the male population in Transcaucasia have a black throat. In western Iran, Sarudny & Härms (1926 : 22) found black-throated birds "far more numerous" than white-throated males. Field data collected by Dr. Cornwallis and by this author in southwestern and northwestern Iran, respectively, indicate that about 80 % of *hispanica*-males in these regions have a black throat (Table 3). The above figures indicate a somewhat steeper ratio gradient from west to east than postulated by Vaurie (1949 b).

Table 3: Frequency of black-throated males ('stapazina' morph) in *Oenanthe hispanica* (L.). Based on material in various museum collections and data by authors cited below.

	Total males	Black throat	
		Number	Percent
Northwest Africa (Morocco, Algier, Tunisia)	105	55 (31, 13, 11)	52 (59, 46, 44)
Spain, southern France	64	40	62
Balkan Peninsula	69	36	52
Turkey	57	37	65
Western Turkey (mouth of Meander) ¹⁾	36	25	69
Transcaucasia (ASSR Natchischewan) ²⁾	85	63	74
Northwestern Iran	20	16	80
Southwestern Iran ³⁾	42	33	79
Palestine ⁴⁾	89	55	62
Arabia (migrants) ⁴⁾	100	72	72
Egypt (migrants) ⁵⁾	68	42	62

¹⁾ Weigold (cited by Kumerloeve 1975: 185).

²⁾ Panov (1974: 95), Panov & Ivanitzky (1975).

³⁾ Dr. L. Cornwallis (pers. comm.) collected this data during several breeding seasons in the oak woodland of Fars Province between Dasht-i-Arjan and Yasuj.

⁴⁾ Meinertzhagen (1954: 238).

⁵⁾ Meinertzhagen (1954: 268).

Mayr & Stresemann (1950) did not attempt an explanation of this ratio cline in terms of adaption but mentioned (l. c.: 296) that it "... is interesting since in *pleschanka* ... nearly all individuals are black-throated ...". My interpretation of the polymorphism in *O. hispanica* and of the ratio cline is that they are due to hybridization with *O. pleschanka* and extensive westward introgression of the black-throat character. Full treatment of this hypothesis is given below. Stresemann (1924) assumed that the genetics of alternative inheritance of throat color in males of *O. hispanica* and of mosaic inheritance of throat color in females resembles that found in the black-headed and red-headed morphs of the Gouldian Finch, *Chloebeia gouldiae*, of Australia. The black-throat factor in *O. hispanica* probably is dominant over the white-throat factor and all '*stapazina*' males probably are heterozygous for throat color, as otherwise their numbers would be much higher than observed.

The amount of black in the tail is quite variable throughout the species range and has not been considered in this study. First year males have brownish wings that are usually heavily worn, because feathers have not been molted during the preceding fall. The short first primary in adult males varies in length but on average is slightly longer in *hispanica* than in *pleschanka*. It extends 0—4 mm (average 2.5 mm) beyond the primary coverts in 9 males from northwestern Iran.

Females are rather inconspicuous birds with grayish brown upper parts and whitish bellies. The throat is light grayish brown or variously black. Further details of plumage descriptions and molt sequences have been given by Hartert (1910), Witherby et al. (1938), and Vaurie (1949 b).

2.1.2. *Pied Wheatear (O. pleschanka)*. — Adult males have the back, wings, throat and upper breast black while the crown, nape, belly and most of the tail are white. The amount of black in the tail varies greatly as in *hispanica*. In first year males the wings are brownish black and worn. The length of the black throat averages 33—35 mm in male birds (Table 2 and Fig. 2).

The species is polymorphic over most of its range (except on Cyprus) and occurs as black-throated morph which is far more common and a rare white-throated plumage phase ('*vittata*') which is unknown on Cyprus. In males of the latter morph, the black ear coverts are connected with the black shoulder and lower mantle by a black stripe. I collected one '*vittata*' male in northeastern Iran and have seen 13 males of this morph in various museums. 6 of these birds had been collected on the breeding grounds in northeastern Iran, Turkestan, and Dzungaria. The others were migrants taken in Arabia and eastern Africa. '*Vittata*' males occur east to Lake Baikal and beyond (Panov & Ivanitzky 1975). Mayr & Stresemann (1950) reported a ratio of white-throated males in *pleschanka* of only 2.2%

(5 'vittata' in a total of 228 males of *pleschanka* examined). Panov & Ivanitzky (1975) found a similar ratio of 2.5 % during their study of the material in the Zoological Museum, Moscow (4 'vittata' males in 160 *pleschanka* males examined). The latter authors reported that 'vittata' usually does not represent more than 1 % or less of the normal black-throated male *pleschanka* population but that this percentage increases to 10 % of the total population (or 15 % of pure male *pleschanka*) near the contact zones with *O. hispanica* at the northern base of the Kopet Dagh near the border of northeastern Iran and on the Mangyshalk Peninsula (Fig. 2). Because of this ratio cline from west to east, Panov & Ivanitzky (1975) consider 'vittata' as a product of hybridization between *O. pleschanka* and *O. hispanica* and interpret its occurrence throughout the main range of *O. pleschanka* as due to migrant dispersal and/or introgressive gene flow. The results of my fieldwork led me to similar conclusions (see below). Panov (1974:87) had speculated earlier that 'vittata' may represent a recurrent mutation of *pleschanka*.

The first primary is slightly shorter in *pleschanka* than in *hispanica*. In five males from northeastern Iran, the first primary extends only —0.5 to 1 mm (average 0.5 mm) beyond the primary coverts. Females of *pleschanka* are very similar to those of *O. hispanica* but usually are darker and more brownish gray above than the females of *O. hispanica melanoleuca* which are grayer or more sandy-buff colored.

Populations of *O. pleschanka* which inhabit the eastern portions of the vast range of the species are larger and have a somewhat longer wing (*O. p. hendersoni*; not recognized by Vaurie 1959) than the western nominate form (*O. p. pleschanka*). The isolated monomorphic population inhabiting Cyprus (*O. p. cypriaca*) is smaller (Table 1) and has a distinctive song. Sexual dimorphism in plumage color is reduced in this insular subspecies, the female being rather similar to the male (Christensen 1974).

2.2. Distribution

2.2.1. Geographical distribution. — Black-eared Wheatear and Pied Wheatear replace each other geographically in the western and eastern Palearctic Region, respectively (Fig. 1), where they inhabit dry stony hill country covered with sparse vegetation. *O. hispanica* occupies the Mediterranean region east to Bulgaria, Turkey and western Iran. *O. pleschanka* is found from the western shores of the Black Sea, the Caucasus and northeastern Iran east through Turkestan and Mongolia to northern China (Grote 1937, Vaurie 1959, Stresemann et al. 1967). An isolated population of *O. pleschanka* inhabits Cyprus. Migrants of this species may have established an isolated breeding population on this island in the eastern Mediterranean Sea which meanwhile has become taxonomically well differentiated.

2.2.2. Ecological distribution (including other *Oenanthe* species)¹⁾. — Based on observations in northern Iran, *hispanica* and *pleschanka* are found from near sea-level to 1500 m elevation, locally to 2200 m. They are quite flexible in their habitat requirements. Usually, a territory comprises the lower portion of a stony slope, where the nest is placed under a boulder or in a crevice. The territory extends over part of the adjoining flat valley floor where the birds forage. Scattered short annual vegetation, a few low bushes or trees are usually found in the areas inhabited, since these wheatears perch more often on slender stalks than do other species of *Oenanthe* (also reported by several previous authors and recently quantified by Cornwallis, 1975). Therefore, *hispanica* and *pleschanka* avoid barren areas and, conversely, are locally quite common in cultivated valleys of the Elburz Range. Fairly large populations may be found in otherwise uninhabited areas around villages where these birds inhabit dry fields near gardens perching on stone or clay walls, on low grassy vegetation, bushes, and often on telephone wires. A stony slope for breeding should be available near to these feeding areas.

Seven other species of *Oenanthe* inhabit parts of northern Iran. None of them is found associated with vegetated or cultivated areas in dry mountainous regions to the extent that *hispanica* and *pleschanka* are, because those species have different altitudinal and/or ecological preferences. Nevertheless, habitat requirements and altitudinal ranges of two species or superspecies, *O. finschii* and *O. lugens/O. picata*²⁾, partially overlap with

¹⁾ Cornwallis (1975) studied the comparative ecology of eleven species of wheatears in southwestern Iran, including *O. hispanica* and migrant *pleschanka*, and analysed a number of factors which permit the sympatric occurrence of these congeneric and ecologically similar species. Data on the breeding biology, general ecology, song and behavior of *O. hispanica* and *O. pleschanka* are contained in the handbook literature (Witherby et al. 1938—41, Gladkov 1954, Portenko 1954) and more detailed accounts have been given by the following authors: Panov (1974) published an excellent comparative treatise on the wheatears of the northern Palearctic Region; Eggebrecht (1934), Frank (1952) and Mitropolskij (1968) gave reports on the Pied Wheatear, the latter author on a population inhabiting Mangyshlak Peninsula (see also Panov & Ivanitzky, 1975).

From these data it is obvious that *O. hispanica* and *O. pleschanka* are biologically very similar in every respect, representing ecological counterparts. Panov (1974) reported some differences in the nest location (in horizontal as against vertical crevices between rocks) and in the material used for nest construction (nest lining moss and hair in *hispanica*, grass as nest lining and twiglets as basis for the nest in *pleschanka*). However, it is unknown whether these differences are characteristics of only the local populations studied or whether they are typical for the species as a whole.

²⁾ The close relationship of *Oenanthe lugens* and *O. picata* has been emphasized recently by Hall & Moreau (1970). However, these authors do not suggest that they are conspecific as Meinertzhagen (1954) had proposed. It would be of importance in this respect to study the interrelationship of these species in southwestern Iran where they are sympatric, and along a potential contact zone in northern Iran. We found *O. lugens* at the following five scattered

those of *O. hispanica* / *O. pleschanka*. Finsch's Wheatear inhabits open stony slopes partially covered with dry montane steppe vegetation in the Elburz Mountains, usually above 1800 m elevation (overlapping with *hispanica* / *pleschanka* altitudinally to about 2200 m). We also found *O. finschii* in the limestone hills of northeastern Iran together with *O. pleschanka* at lower elevations of around 1200—1500 m, e. g. north of Quchan (Map, point 49) and northwest of Ashkhaneh (Map, point 46). Several pairs of both species alternated along the valleys. Their territories comprised adjacent gentle runnels on rocky slopes and adjacent portions of the valley bottom. Ecologically, the territories occupied appeared identical to the observer. I emphasize that the birds referred to were *O. finschii* (identified at close range) rather than hybrid males *hispanica* x *pleschanka* (plumage IIc; see below) which are similar in coloration to *O. finschii* but smaller in size and have a different voice.

Two pairs of *O. finschii* and 5 or 6 pairs of *O. deserti* occurred in the same general area of the wide Mojan Valley, northwest of Shahrud (montane steppe vegetation, elevation 1700 m; Fig. 3). Somewhat higher up in the Mojan Valley, a fairly large population of *pleschanka*-*hispanica* hybrids (see below) occupied an agricultural area around the village of Mojan (2100 m).

We found the Eastern Pied Wheatear (*O. picata*) in northeastern Iran west to Meyamey, 60 km east of Shahrud (Map, Sa). Panov (1974: Fig. 31) indicated a few isolated records of *O. picata* (all three morphs!) somewhat farther west in northern Iran; but I do not know on what data these records rest. Pairs of *picata* usually occupy a stony slope, often structured by stony ledges, and the adjacent valley bottom. They perch on boulders, grassy vegetation and on low bushes and trees like *pleschanka* does in the same area. Several pairs of *picata* and *pleschanka* lived adjacent to each other occupying very similar portions of a valley. Interspecific competition probably kept them apart.

localities in the Elburz Mountains: 1) In the Manjil Valley, on the road between Qazvin and Rasht (3 immature birds, two obtained on June 17, 1976); 2) one pair near Karaj, June 16, 1976; 3) Zam Rud Valley, 70 km southeast of Tehran (one pair on May 16, 1976, male obtained); 4) dry valley 12 km west of Garmsar, southeast of Tehran (one nesting pair on May 20, 1976, none obtained); 5) 25 km west of Semnan along road to Firuzkuh (one pair with young; adults and one immature bird obtained on 23 June 1976). R. E. Passburg (MS, Some additional bird notes from Iran) reported *O. lugens* from Mt. Damavand and Firuzkuh on June 12, 1958.

Oenanthe picata is common in northeastern Iran. We found it at numerous localities and traced it west to the area of Bekahdeh, 70 km northwest of Ashkhaneh (Map, point 46) and to Meyamey, 60 km east of Shahrud (Map, M). D. A. Scott (pers. comm.) observed two pairs with broods in the Almeh Valley, Mohammed Reza Shah Wildlife Park, on July 15, 1972. There is a gap of about 230 km between Semnan (*lugens*) and Meyamey (*picata*) where neither species has been reported so far.

All males of *O. picata* which we observed and the two individuals collected are examples of the *picata* morph which almost exclusively composes the male populations in eastern Iran. However, females in this area vary conspicuously in coloration as described by Vaurie (1949 b: 26) and confirmed by the three specimens which we obtained: One is similar to a male (dull black above and on throat and upper breast; belly almost pure white). The other two females are brown above; one has a blackish upper breast and the other one has a pale brown throat and upper breast.

The Common Wheatear (*O. oenanthe*) inhabits high altitude meadows with scattered rocks at elevations from 1 500 to 4 000 m. It is replaced on open dry plains or gently sloping barren areas at lower elevations by the Isabelline Wheatear (*O. isabellina*). This species locally reaches high numbers and might be designated as abundant. The Red-tailed Wheatear (*O. xanthoprymna chrysopygia*) is a montane species and inhabits rocky slopes covered with scree, above 2 000 m elevation, i. e. above the usual range of *O. hispanica* and *O. pleschanka*. The Mourning Wheatear (*O. monacha*) probably is missing from the Elburz Mountains where I observed and collected only one female 25 km west of Semnan along the road to Firuzkuh (June 23, 1976). This bird may have been an early post-breeding straggler from the area south of the collecting site.

2.3. Contact zone in Elburz Mountains

In the following analysis of the contact zone of *Oenanthe hispanica* and *O. pleschanka* I describe, first, the various male phenotypes composing the peripheral populations of these wheatears and, second, their geographical occurrence in the Elburz Mountains and in other areas of secondary contact. This section is followed by an interpretation of our field data regarding hybridization and introgression in these species. Because females of *hispanica* and *pleschanka* are very similar and, consequently, introgression is difficult to identify, the following section deals only with the male plumage ¹⁾.

2.3.1. Plumage phenotypes. — A variety of intermediate plumages between the normal male phenotypes of *O. hispanica* and *O. pleschanka* occur near the contact zones of these two wheatears indicating that hybridization is taking place. Analysis of the various hybrid plumages indicates that the color differences of *O. pleschanka* as compared to *O.*

¹⁾ Among six females collected in the southern foothills of the Elburz Mountains between Tehran and Semnan, four are uniform earth brown above (nape slightly paler) and have a grayish throat. The two remaining individuals which are from the Zam Rud Valley and Semnan have black throats which in one of them extends down to the upper breast. They also have white subterminally in the feathers of the nape and also in the feathers of the back in the case of the female with the more extensive black throat.



Fig. 3: Eastern Elburz Mountains, Mojan Valley at about 1700 m elevation, 15 kilometers northwest of Shahrud and just east of locality no. 42 on Fig. 7; 21 May 1976. Several pairs of *Oenanthe deserti* inhabited the plains covered with open montane steppe vegetation. A pair of *Oenanthe finschii* nested in the ruined caravansary to the right. Mountains in the background reach 2500 m elevation above sea-level.



Fig. 4: Arid hills at 500 m elevation in a deep valley of the western Elburz Mountains near Manjil, road Qasvin to Rasht (locality no. 24 on Fig. 7), 8 June 1976. Several pairs of Black-eared Wheatear, *Oenanthe hispanica melanoleuca* ('stapazina' morph), inhabited this small side valley occupying the flat bottom and basal portions of the adjoining slope where the nest was built between large rocks.

hispanica males are a composite of at least three independent characters or character complexes, as follows: 1) Black color of the back, 2) black color of the sides of the neck, and 3) extended black throat and upper breast color (Fig. 5). I used these characters or their partial phenotypic expression in intermediate specimens for an analysis of the plumage variation in Black-eared / Pied Wheatears and their hybrids. I established one to three intermediate stages for each of the three characters. The values for the characters treated in this way were determined and totaled to arrive at the character index of each specimen (hybrid index method of Anderson-Sibley, as used frequently in recent years, e. g., Short 1965).

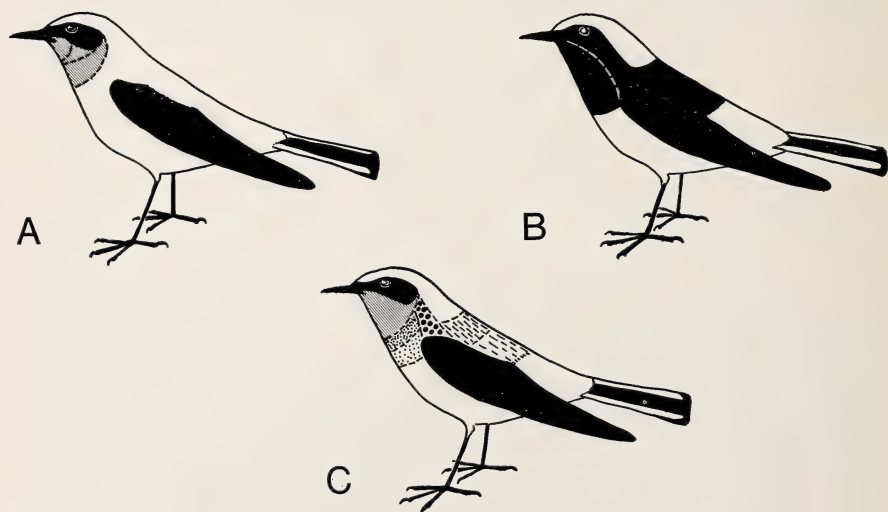







Fig. 5: Adult males of Black-eared Wheatear (*O. hispanica*; A), Pied Wheatear (*O. pleschanka*; B) and illustration of possible character expressions in intermediate individuals (C).




Explanations: Plumage white (blank) and black (solid). **A** Gray — extent of black throat color in 'stapazina' morph of eastern populations (*O. h. melanoleuca*); reduced extent of black throat color in 'stapazina' morph of western populations (*O. h. hispanica*) is indicated by dashed lines (see text for details). **B** Dashed white line indicates extent of white throat color in rare 'vittata' morph. **C** Un-correlated characters of black coloration in intermediate individuals: gray — black throat. Stippled — extension of black throat color to comprise increasing portions of upper breast. Dotted — black sides of neck. Dashed — narrow and wide black back.

The index values for the color characters of *O. hispanica* and *O. pleschanka* used in this study are as follows:





Throat and upper breast

White	0	
Upper throat black (10—21 mm) ¹⁾	1	
Throat black (22—28 mm) ²⁾	2	
Extended throat black (29—31 mm)	3	
Throat and upper breast black (32—35 mm)	4	

Sides of neck

White	0	
Black anteriorly, white posteriorly	1	
Black	2	

Back

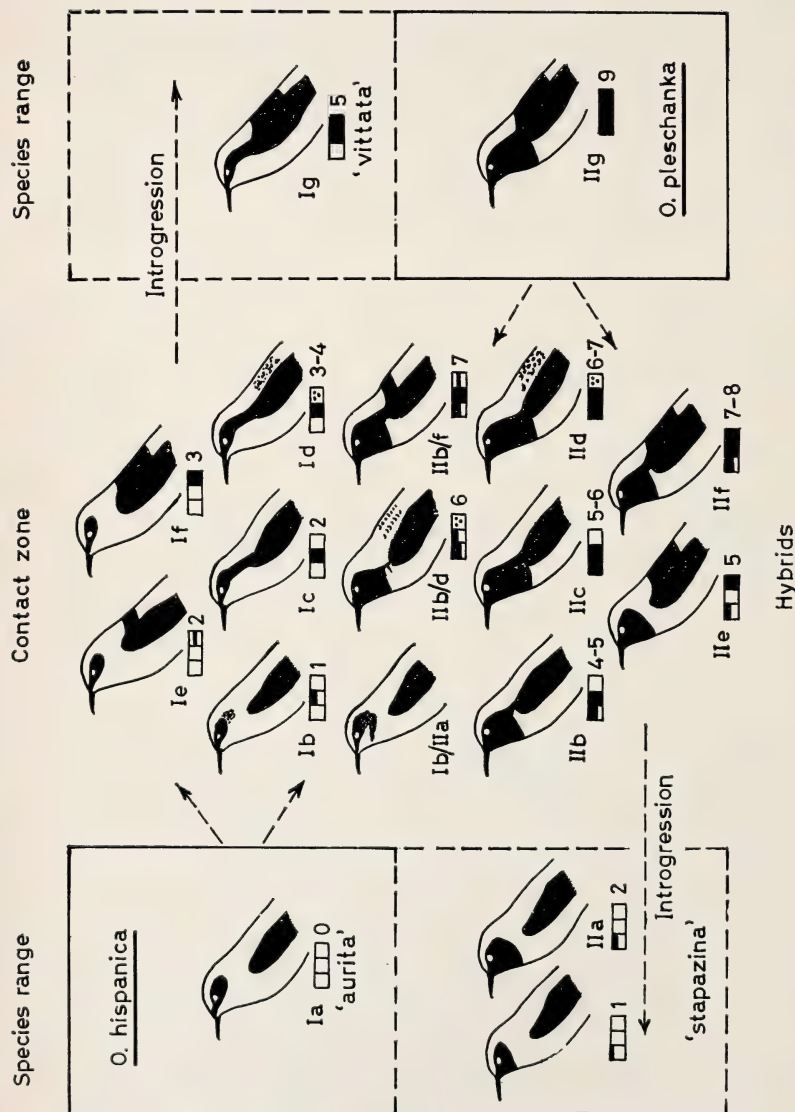
White	0	
White with restricted black feather tips	1	
White with narrow black band across back	2	
Black	3	

Males of *O. hispanica* in northwestern Iran score 0 (white throat) or 2 (black throat). Typical males of *O. pleschanka* score 9 and intermediate phenotypes score 1—8. Under this system, the lower character indexes of white-throated hybrids (1—4) and of the white-throated 'vittata' morph of *O. pleschanka* (index 5) are an indication of the closer genetic relations of these phenotypes with *O. hispanica* than with *O. pleschanka*.

The different character states may be variously combined in intermediate specimens (Fig 6 and 8). Therefore, the intermediacy of some plumages is due to different combinations of fully developed species characters of *hispanica* and *pleschanka* such as, e. g., in phenotypes I c, I f, II e. In other cases (I b, I e, II b, c, d, f), the intermediacy is due to an intermediate phenotypic expression of one character combined with another intermediate character or with a fully developed species character. The wide array of phenotypic character combinations indicates the non-correlation of the

¹⁾ As in *O. h. hispanica*.

²⁾ As in *O. hispanica melanoleuca*.



Hybrids

Fig. 6: Adult males of Black-eared Wheatear (*Oenanthe hispanica*; left) and Pied Wheatear (*O. pleschanka*; right). Both species occur as white-throated (I) and black-throated (II) morphs. Extent of black throat color in 'stapazina' morph of *O. hispanica* diminishes from east to west. White-throated 'vittata' morph of *O. pleschanka* is uniform. Intermediate plumages (hybrids; center) are found in areas where *O. hispanica* and *O. pleschanka* are in contact. Symbols designate plumages illustrated; three squares indicate color of throat, sides of neck and back in that order. Numbers following symbols are character indexes (see text for details). Taxonomic names previously assigned to some of the plumage types include 'aurita' or 'amphileuca' (Ia), 'stapazina' (IIa), 'gaddi' (Ic), 'libyca' (If), 'transuga' (IIb), 'vittata' (Ig). The polymorphism for throat color in *hispanica* and *pleschanka* is interpreted as due to introgression of characters of the respective ally from the zone of parapatric hybridization.

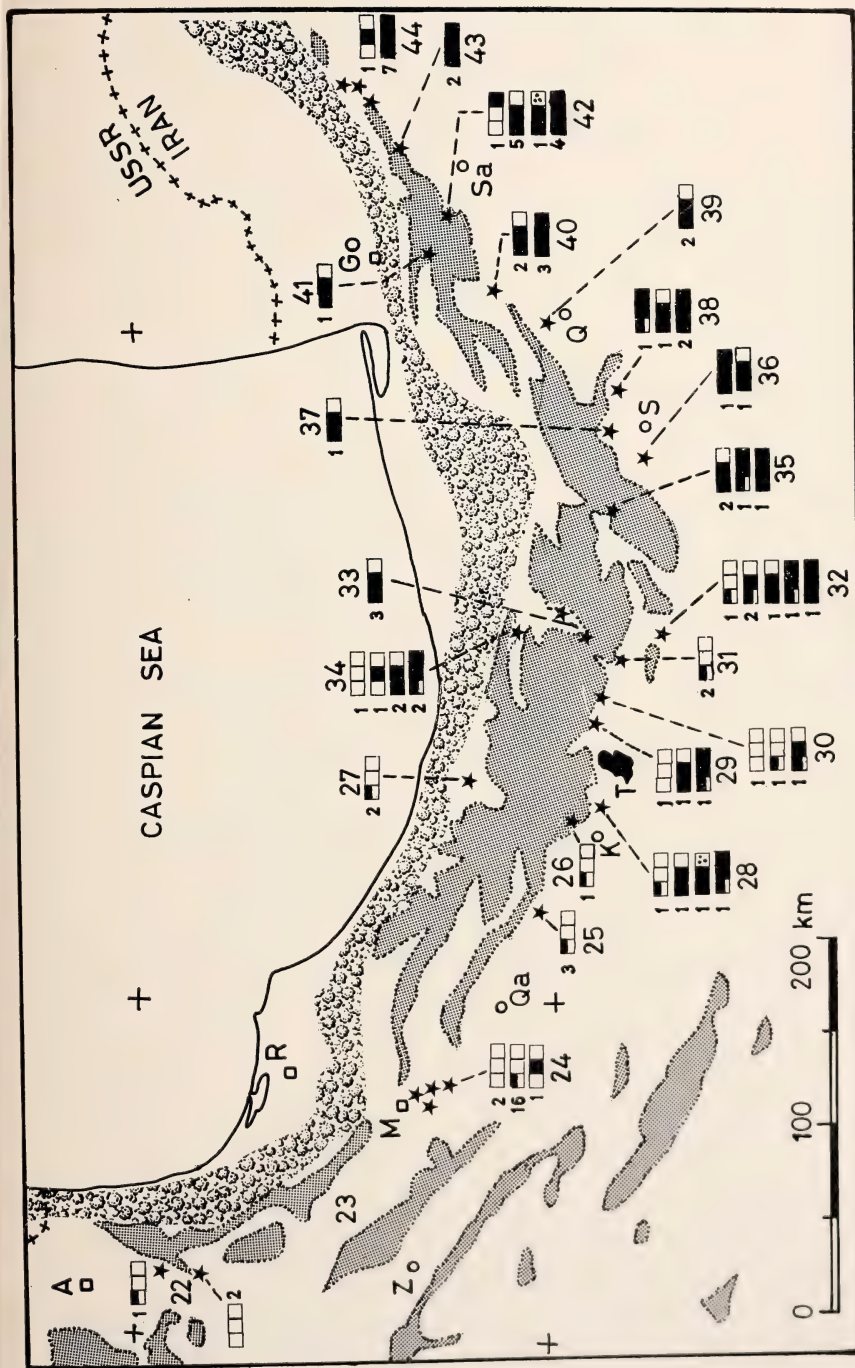


Fig. 7: Contact zone and parapatric hybridization between Black-eared Wheatear (*O. hispanica*) and Pied Wheatear (*O. pleschanka*) in the Elburz Mountains, northern Iran.

Explanations: Groups of symbols indicate for each numbered locality (solid star) plumage types and number of individuals encountered. Numbers of localities (large figures) follow the list in the text which gives further details. See Fig. 6 and text for explanation of symbols. Notice occurrence of pure *hispanica* east to the Zam Rud Valley (no. 32) and of pure *pleschanka* west to the same area. Shaded areas — Elevations above 2134 m (7000 feet). Tree symbols — Distribution of Caspian forest. A — Ardebil. Z — Zanjan. R — Rasht. — Qa — Qazvin. K — Karaj. T — Tehran. S — Semnan. Q — Qusheh. Sa — Sharud. Go — Gorgan.

three color characters. At present, several plumage types remain unconnected by intermediate phenotypes such as, e.g., I c and I g or II a and II e. This may be due, at least in part, to the paucity of the material available and/or to a fairly simple genetic basis of certain characters leading to the presence or absence of phenotypic expression with no intermediate expression feasible. There are now more intermediate phenotypes known than previously discussed and illustrated by Kleinschmidt (1936, 1938) and Portenko (1954). Additional intermediate "varieties", including the still hypothetical plumage I d, may be found in the future, thus further bridging the gap between the male plumages of *O. hispanica* and *O. pleschanka*.

In their study of a hybrid population between *O. hispanica* and *O. pleschanka* on the Mangyshlak Peninsula, Panov & Ivanitzky (1975) mentioned several intermediate phenotypes and identified the same characters of color of throat, sides of neck and of the back to define parental and hybrid phenotypes. Panov & Ivanitzky (l.c.) used the numbers 1 to 4 in an abbreviated description of phenotypes. However, this method does not permit the recognition of intermediate stages of character expression or a comparison of hybridity between individuals exhibiting various character combinations through computation of an "hybrid index" for each specimen.

I grouped the intermediate plumages, somewhat schematically, into several plumage "types" which are illustrated in Figure 6. Some of them originally received formal taxonomic names which were synonymized by subsequent authors. Other plumages have been described on the basis of isolated specimens. A comparative survey of the existing material and a detailed study of the plumage types occurring near a contact zone are given below. Character scores in the order: throat — sides of neck — back and the resulting character index (hybrid index) in italic type are added for each plumage type. Symbols designate the various plumage types in figures 6 and 7, each symbol consisting of three squares for 1) throat, 2) sides of neck and 3) back.

I. Plumages with white chin and throat feathers

1) Back white

- I a. '*Aurita*' morph (or '*amphileuca*' morph) of *O. hispanica*. Character index 0-0-0; 0.
- I b. As above, but black of sides of head extended posteriorly, not connected with black shoulder; character index 0-1-0; 1. The specimens designated by Sarudny (in Sarudny & Härms 1926: 20) as '*Saxicola amphileuca* x *S. gaddi*', i. e. between plumages I a and I c, probably represent plumage phenotype I b.
- I c. Sides of neck black forming a stripe which joins the black ear coverts with the black shoulder (= '*gaddi*' Sarudny & Loudon 1904). Character index 0-2-0; 2.

2) Back partially or entirely black

- I d. An hypothetical plumage intermediate between 'gaddi' (I c) and 'vittata' (I g); back mottled black and white or white with narrow black band; may be found in the future. Character index 0-2-1; 3 or 0-2-2; 4.
- I e. Head as in 'aurita' morph of *hispanica*, back narrowly black (Baumgart 1971). Character index 0-0-2; 2.
- I f. As above, but back broadly black like in typical *pleschanka*. Character index 0-0-3; 3. Birds of this plumage type were first described by Ehrenberg (in Hemprich & Ehrenberg 1833) on the basis of a male and a female migrant from Egypt (October and April) and assigned to the white-throated *O. hispanica* (= "*Saxicola aurita* var. *libyca*"). I examined one of the cotypes, an excellent male in fresh plumage from Ghenneh, at the Naturkunde-Museum, Berlin (ZM 4785. Black back 26 mm, black frontal band 3 mm wide). Dresser & Blanford (1874: 338) mentioned the type specimens without giving any details (inadvertently reversing their sex) and Hartert (1910: 687) listed 'libyca' with the comment "weißkehlige Form" as a synonym of *O. hispanica melanoleuca* (= *O. h. xanthomelaena*). In view of the black back in 'libyca', Hartert's treatment of this plumage is subject to doubt. The 'libyca' phenotype is so exactly intermediate, that it is difficult to say whether more weight should be attached to the color of the head (and, consequently, these birds considered genetically closer to *O. hispanica*) or more weight to the color of the back (and 'libyca' individuals assumed genetically to be more similar to *O. pleschanka*). A designation '*O. hispanica* x *pleschanka*' would be generalized and would include other intermediate phenotypes as well.
- I g. 'Vittata' morph of *O. pleschanka*. Character index 0-2-3; 5.

II. Plumages with black chin and throat feathers

1) Back white

- II a. 'Stapazina' morph of *O. hispanica melanoleuca*. Character index 2-0-0; 2.
- II b. Throat somewhat more extensively black than in II a and narrowly connected with black shoulder. Character index 3-1-0; 4 or 3-2-0; 5.
- II c. Throat and varying portions of upper breast black, broadly connected with black shoulder. Could also be described as black-throated morph of 'gaddi' or as 'white-backed *pleschanka*'. Notice the similarity of this plumage with the larger species *O. finschii*. Character index 3-2-0; 5 or occasionally 4-2-0; 6.

2) Back partially or entirely black

- II d. Like II c, but tips of back feathers variously black. Individuals of this plumage type have also been described by Portenko (1954) and Erard & Etchécopar (1970). Character index 3-2-1; 6 or 3-2-2; 7.
- II e. Head as in black-throated morph of *hispanica* combined with the black back of *pleschanka*. Might be considered as black-throated morph of 'libyca'. Only one specimen known, a migrant bird collected in Luristan, southwestern Iran, on March 9, 1941 (FMNH 238 278). Character index 2-0-3; 5.
- II f. Like *pleschanka*, but black throat reduced (as in II a or II b) resulting in narrow black connection of throat and shoulder ('*transiuga*' Kleinschmidt 1936; based on an adult male, no. 2547 of Kleinschmidt collection in Museum

A. Koenig, Bonn, collected in "western Persia" on March 22, 1904. Black throat 26 mm, black back 27 mm in this specimen). Character index 2-2-3; 7 or occasionally 3-2-3; 8.

II g. Normal black-throated morph of *O. pleschanka*. Character index 4-2-3; 9.

Several specimens are known (and more will probably be found in the future) that cannot be assigned to any of the above plumage types, as they display a combination of diverse plumage characters. For example, Sarudny & Härms (1926: 21) described under the designation '*melanoleuca x gaddi*' a single specimen which has the sides of the neck and throat partially black (plumage I b/II a; see Fig. 6). I examined this bird but have not encountered similar phenotypes in Iran. Sarudny's specimen was collected near Mollah Ali which is probably a village of that name about 20 km south of Manjil (road Qasvin-Rasht; Map, point 24). Kleinschmidt (1936, pl. II) published an excellent illustration of a hybrid with a narrow black connection of the throat and shoulder combined with restricted black coloration of the essentially white back (plumage II b/d, character index 3-2-1; 6, see Fig. 6). I observed an additional phenotype on one occasion north of Quchan, Kopet Dag (northeastern Iran) which has a somewhat restricted black throat and a narrow black band across the back (plumage II b/f on Fig. 6; character index 3-2-2; 7). Panov & Ivanitzky (1975) found this hybrid phenotype also on Mangyshlak Peninsula.

Before any conclusion can be drawn as to the stage the two wheatears, *O. hispanica* and *O. pleschanka*, have reached in the speciation process, the geographical occurrence of the various intermediate phenotypes and their percentage in the composition of the various populations near the contact zone(s) must be known. These topics will be discussed in the following section.

2.3.2. Geographical occurrence of plumage phenotypes. — Populations in the main species ranges of *O. hispanica* and *O. pleschanka* are composed exclusively of black-throated and white-throated individuals which, however, occur in widely varying percentages in these species, as discussed above (p. 15). A number of intermediate plumages have been found during the breeding season at or near the contact zones of these wheatears such as in the Elburz Mountains of northern Iran (Figs. 6 and 7), in eastern Bulgaria, in Transcaucasia, and on Mangyshlak Peninsula (Panov & Ivanitzky 1975) and more intermediate phenotypes will probably be reported in the future.

Black-throated and white-throated individuals of pure *O. hispanica* occupy suitable habitat in northwestern Iran where the bird is common around Lake Rezaiyeh, and in the large Qizel Owzan Valley of the western Elburz Mountains. Pure *hispanica* occurs east to the Tehran region; we found white-throated males in the Baladeh (Fig 7 & 8 no. 34) and Lavasan

WEST

Plumage
I/II

-g

-f

-e

-d

-c

-b

-a

O. hispanica

O. pleschanka

I/II

-g

-f

-e

-d

-c

-b

-a

Hybrids

Hybrids

0 100 200 km

Manjil

Qasvin

Tehran

Kosh Veitagh

22 24 25 26,27 28 29 30 31,33,34 32 35 36 37 38 39 40 41 42 43 44 45 46 47 48 49

Fig. 8: Contact zone of Black-eared Wheatear (*Oenanthe hispanica melanoleuca*; left) and Pied Wheatear (*O. p. pleschanka*; right) in the Elburz Mountains of northern Iran. Distribution of plumage phenotypes of adult males illustrates effect of parapatric hybridization.

Explanations: Ordinate — Plumage types as described in the text (see also Fig. 6), either white-throated (I, open circle) or black-throated (II, solid circle). Each circle represents one specimen. Abscissa — localities (see text and Fig. 7). Notice occurrence of hybrids and contact of pure *O. hispanica* and pure *O. pleschanka* in the Tehran region.

areas (no. 31), black-throated males in the Zam Rud Valley (no. 32), 70 km southeast of Tehran. On the other hand, pure *pleschanka* inhabits the hill country of the eastern Elburz Mountains west of the same Zam Rud Valley, east of Tehran (Fig. 7 and 8). There is apparently no overlap of pure *hispanica* and pure *pleschanka* or, if it exists, it is very restricted. Intermediate individuals of widely varying phenotypic appearance represent the majority of the males of peripheral populations near the contact zone (about 65 %). Plumage phenotypes II f ('*transluga*') and II b occur in several valleys of the central Elburz Mountains together with plumage type II c. The latter "white-backed *pleschanka*" is particularly common in the eastern Elburz Mountains between Tehran and Shahrud where we also observed one individual of plumage II f ('*libyca*'). The composition of all populations sampled is illustrated in Figure 8 and described in the list of localities below giving details of the specimens collected. In particular, Figure 8 shows which hybrid phenotypes occur with pure *hispanica* and which phenotypes with pure *pleschanka*.

Sarudny & Härms (1926) reported plumage Ib from the Gilan area (probably Qizel Owzan Valley) under the designation "*Saxicola amphileuca* x *gaddi*". We encountered the '*gaddi*' plumage (I c) in the Manjil area; in the central Elburz (Baladeh Valley); and near the eastern end of the Elburz Range (Kosh Yeilagh pass); Sarudny & Härms (1926) collected '*gaddi*' near Mollah Ali (Manjil area) on 27 May 1904. Scattered records exist for plumage II d which we found near Karaj (no. 28) and Mojan (no. 42). Erard & Etchécopar (1970: 98) described a bird with this plumage from the Bojnurd area and Portenko (1954) reported it from Transcaucasia. Plumage I e is known only from field observations in eastern Bulgaria (Baumgart 1971) and plumage II e only from a migrant taken in SW-Iran.

The most variable populations in Iran occur in the central Elburz Mountains (Tehran region and further east; Fig. 6 and 7). Here we found in several valleys birds phenotypically pure and close to pure *hispanica* and *pleschanka* together with various intermediate plumage phenotypes, e. g. the populations in the Lashgarak and Lavasan areas, in the Zam Rud Valley, and on the lower mountain slopes east of Karaj. The same is true for the Baladeh Valley in the north-central Elburz Mountains (Figure 7, no. 34) where we observed males of plumage types I a, I c, II c, and II f.

Populations of the wheatears under study are continuous and semi-continuous along the Elburz Mountains where these birds occupy dry valley systems which are not excessively arid. Some of the exposed outer slopes of the Elburz Range between inhabited valleys probably are too barren to maintain our wheatear species. In these cases, the populations of neighboring valleys or valley systems probably are more or less separated, yet not effectively isolated from one another. *O. hispanica*

and *O. pleschanka* avoid the low mountains south of the main Elburz Range, towards the Dasht-i-Kavir desert, as these are almost totally barren and uninhabited by man. L. Cornwallis (pers. comm.) pointed out to me that the presence of *O. deserti* in these drier areas may also be a factor in determining the range limits of *O. hispanica* and *O. pleschanka* which rank low in the social hierarchy of wheatears.

In more detail (as shown on the fold-out map and Fig. 7) the localities and numbers of wheatears observed in northern Iran are as follows:

A. Northwestern Iran (Zagros Mountains and Azerbaijan; D. A. Scott, pers. comm., if not indicated otherwise). All birds recorded are pure *O. hispanica melanoleuca*; but see locality no. 17.

1 — Forest north of Pol-e-Dokhtar, Luristan, 9 June 1974. 2 — Forest south of Khorramabad, Luristan, 9 June 1974. 3 — Hills near Kerend, Prov. Kermanshah, 30 May 1971. 4 — Hills south of Hamadan, 27 May 1971. 5 — Hills west of Kamyarand, Prov. Kermanshah, 29 May 1971. 6 — Forested hills along road Marivan-Paveh-Kermanshah, Kurdistan ("abundant", 53 birds), 14 July 1974. 7 — Sanandaj area, Kurdistan ("common"), 31 May 1971. 8 — Road between Sanandaj and Marivan, Kurdistan ("very abundant"), 1 June 1971. 9 — Lake Zeribar area, Kurdistan (13 birds), 13 July 1974. 10 — Road Marivan-Saqqez, Kurdistan ("very abundant"), 1 June 1974. 11 — Road Sardasht-Baneh, Azerbaijan (9 birds), 12 July 1974.

12 — Mahabad (Suj Bulak), Azerbaijan, Witherby (1907). 13 — Hills between Oshnoviyeh and Sardasht, Azerbaijan (65 birds), 11 July 1974. 14 — Goyoon Daghi Island, Lake Rezaieyh ("common"), 20 June 1972. 15 — Hills along road Rezaieyh-Serow-Shahpur ("very abundant"), 3 June 1971. 16 — Hills north of Khoy, Azerbaijan, 10 July 1974, and Lake Siahbas ("very abundant"), 3 June 1971. 17 — Maku-Bazargan, Azerbaijan, 8 July 1974. Erard & Etchécopar (1970) reported three males from this area. One of them has the black throat practically connected with the black shoulder. It may represent hybrid plumage IIc and, if this is the case, would indicate introgression from the zone of parapatric hybridization in Transcaucasia south to northwesternmost Iran. 18 — Hills in Varzagan-Jolfia region, Azerbaijan (45 birds), 8 July 1974. 19 — Vinak, Arasbaran Wildlife Refuge, Azerbaijan (4 birds), 5 July 1974.

20 — Ahar region, Azerbaijan, 1 July 1974. 21 — Hills along Tabriz-Ahar road, Azerbaijan (14 males, 5 females, 6 juveniles), 30 June 1974.

B. Elburz Mountains (J. Haffer and, in part, M. Hutchinson). Identity of birds as indicated under each locality: *O. hispanica*, *O. pleschanka* and intermediate phenotypes.

22 — Ardebil-Khalkhal, Azerbaijan (7 June 1976): Road traverses the open agricultural plains of Ardebil (1 400 m) in a southeasterly direction, reaches 1 750 m at about 50 road kilometers from Ardebil and descends into the dry valley of the Sangavor Chay River which runs south into the large Qizel Owzan. Observed three hispanica males (1 black-throated) in typical habitat: rocky outcrops in a fairly dry agricultural valley with scattered poplar stands and bushy vegetation.

23 — Qizel Owzan Valley: A major deep arid valley in the western Elburz Mountains, valley floor between 1 000 and 300 m above sea-level. Good wheatear habitat. Lower part near Manjil visited by Sarudny (1926) who reported *hispanica* and *pleschanka* from this area (see also Vaurie 1949 b and critical notes below).

24 — Qazvin-Rasht (8 and 17 June 1976): Easily negotiable pass across Elburs Mountains. Road climbs gently through open plains from Qazvin (1 300 m) to the pass at 1 520 m, then follows a fairly dry agricultural valley descending quickly between rocky slopes and fields on the valley bottom. At about 400 m elevation, the valley opens into the wide arid valley of the Sharud River from the east which, some 20 km downstream, joins the dammed Qizel Owzan near Manjil (300 m) to form the Sefid Rud. From here the road follows the narrow canyon of the Sefid Rud and reaches the humid Caspian lowlands near Rasht. *O. hispanica* is common below the pass area from 1 250 m to Manjil, frequently perching on telephone wires along the road. We observed several females and at total of 20 males: 16 black-throated (5 obtained), 3 white-throated (2 obtained), 1 'gaddi' (1 c obtained). Sarudny & Härms (1926) described several birds with an interesting plumage from this valley (e. g. Mollah Ali; see text).

25 — Qazvin area, Prov. Tehran (30 May and 8 June 1976): *O. hispanica* occurs along the dry southern foothills of the Elburz Range north of the town. We found three black-throated males and collected one of them 50 km east of Qazvin in the foothills along the road from Abyek to Samghabad.

26 and 27 — Karaj-Chalus (18 June 1976): Busy road across Elburz Mountains following narrow Karaj River in the south where D. A. Scott observed one male of *O. hispanica* at the Karaj dam. The Chalus River Valley on the northern flank is fairly wide and rather open 30 to 50 km south of the town of Chalus. Here we observed two black-throated males of *O. hispanica*. The Caspian forest belt reaches a width of only 20 km along this road.

28 — Thirty kilometers west of Tehran (16 June 1976): Open southern mountain slope above Karaj freeway. Near gentle ravines with scattered bushes and low trees at 1 400 m elevation several wheatear males (and females) as follow: One black-throated *hispanica* and three hybrids (II c, II d, II f; obtained).

29 — Kand Valley, 25 km northeast of Tehran and 5 to 8 km northeast of Lashgarak, Jajerud Valley (31 May 1976): Narrow valley between steep soft slopes, small level areas covered with orchards, scattered farm houses and gardens: One typical *O. hispanica* (throat white) with female and two hybrid males (II c and II f) in territorial dispute near entrance to the valley. None obtained.

30 — Lavasan road, 35 km eastnortheast of Tehran (27 June 1976): Stony barren hills at 5 000 feet. Observed three males, two *hispanica* (throat black, throat white) and one hybrid II b. Also two males and immatures of *O. finschii* in this area.

31 — Hills 5 km east of Roudehen (6 May and 14 May 1976): Two black-throated males (ohne obtained) and one female *hispanica*.

32 — Zam Rud Valley, 15 to 20 km south of Kilan, elevation 1 400 m, road to Eivanekey; 70 km eastsoutheast of Tehran (6 May and 16. May 1976): Cultivated valley between rocky slopes. Obtained six males, one *pleschanka*, one black-throated *hispanica*, and four hybrids (II b, II c, II f) indicating the existence in this valley of a highly variable intermediate population.

33 — Mt. Damavand, south slope ¹⁾, one hybrid II c, and Haraz Valley, village Amarat, two hybrids II c (examined).

¹⁾ I also examined two males from the "south slope of the Elburz Mountains" collected by R. B. Woosnam on April 14, 1907 and later described by Witherby (1917; see also Hartert 1922: 2 162). These birds represent plumage type II b and probably came from the area not far east of Tehran.

34 — Baladeh Valley, Prov. Mazandaran (28 May 1976): Narrow deep east-west running valley on the north side of the Elburz Mountains. Wheatears occur below 2 000 m elevation and east of the village of Baladeh. We noted along 45 road kilometers several females and the following males (none obtained): One white-throated *hispanica* and five hybrids (one I c, two II c, two II f) indicating the existence in this valley of a highly variable population.

35 — Firuzkuh area, 120 km east of Tehran (14 May 1976): Road to Semnan, 14 to 19 km east of Firuzkuh, at about 2 000 m elevation, one hybrid II c (not obtained, seen again at close range with black-throated female on 27 May), one hybrid II f and one *pleschanka*, both obtained. The male collected by Paludan (1940) near Firuzkuh and reported as *O. "hispanica melanoleuca"* without comment is a hybrid II c, as was kindly confirmed by F. Salomonsen (pers. comm.; Zool. Mus. Copenhagen).

We also travelled the Firuzkuh-Shahi road to the Caspian lowlands on May 27, 1976 without noting any *hispanica* or *pleschanka* wheatears. The valley on the north flank of the Elburz is narrow and rocky providing little habitat for these birds above the forest belt which is exceptionally wide in this region. No road exists in the Hableh Rud Valley from Firuzkuh southwest to Garmsar where good wheatear habitat probably exists.

36 — West of Semnan, 25 km along road to Firuzkuh, at 1 550 m elevation (14 May, 9 June, 23 June 1976): Wide dry valley, stony slopes, flat terrasses and river canyon. One pair *pleschanka* (female obtained, black throat), one hybrid II c (not obtained).

37 — North of Semnan (25 km), above Shahmirzad at 2 000 m elevation (9 June 1976): One hybrid pair II c in stony field (female obtained).

38 — Northeast of Semnan, 20 to 35 km along main highway, 1 600 to 1 800 m elevation (20 May 1976): Two *pleschanka* (one obtained), one hybrid pair II f (obtained), one hybrid II c (obtained).

39 — Narrow cultivated valley northwest of Qusheh, Prov. Semnan (20 May 1976): Two hybrids II c (one obtained) and one female on edge of village amongst mud hillocks.

40 — Damghan-Astaneh, Prov. Semnan (20 May 1976): 17 to 23 km northwest of Damghan, at 4 500 feet elevation on road to Kalateh, in cultivated area near village and in broad valley with stream and agriculture surrounded by rocky mountains. Two hybrids II c and three *pleschanka* (none obtained).

41 — Chahar-Deh, northeast of Astaneh. G. Heinrich collected here one hybrid II c in 1927 which I examined at the Berlin museum. The bird has been reported by Stresemann (1928) as *O. "pleschanka"* and by Stresemann et al. (1967) as *O. "hispanica"*.

42 — Mojan, 35 km westnorthwest of Shahrud, Prov. Semnan (21–22 May 1976): Cultivated valley at 1 800 to 2 000 m elevation near the village where our wheatears are common: 5 hybrids (II c, II d; two obtained), one hybrid II f ('libyca'), 3 *pleschanka*, and 4 females. We also observed one hybrid II c and one *pleschanka* near Gerdab, 10 km northeast of Mojan.

43 — Abr, 35 km northeast of Shahrud, Prov. Semnan: Paludan (1940) observed and collected *O. pleschanka* in dry valleys near Abr.

C. Northeastern Iran (Khorasan, Kopet Dag; J. Haffer & M. Hutchinson, if not stated otherwise). Most of the birds are pure *O. pleschanka*.

44 — Kosh Yeilagh pass, road Shahrud-Shahpasand across Elburz Mountains (23 May 1976): Pass over the narrow range is at about 2 000 m elevation and descends to the north rapidly through a rocky canyon that widens 15 km below the pass to form a narrow valley with scattered scrub vegetation surrounded by rocky slopes: 7 *pleschanka*, 1 'gaddi' (I c), 2 females (none obtained in this Protected Region).

45 — Shapasand-Bojnurd highway (24 and 26 May 1976): 6 *pleschanka* (none obtained) east of the forest belt and 110 to 150 km from Shapasand.

46 — Ashkhaneh-Bekadeh, eastern Mazanderan (26 May 1976): Observed 8 males (one obtained) and 5 females of typical *pleschanka* in low mountainous area at around 1 000 m elevation. Vegetation ranges from *Artemisia* steppe to arid mud hillocks.

47 — Bojnurd area, Prov. Khorasan (24—25 May 1976): In mountains south and east of town six males (one obtained) and one female of *pleschanka*. Erard & Etchécopar (1970: 97) reported a hybrid male (II d) from this region.

48 — Sarani National Park, 1 900—2 000 m, *pleschanka* (D. A. Scott, pers. comm.).

49 — Quchan area, Prov. Khorasan (25 May 1976): Low mountain range 20 km north of the town. Observed four *pleschanka*, one hybrid II b/f, one 'vittata' (I g, obtained), one female.

50 — Fariman, *pleschanka* (D. A. Scott, pers. comm.).

2.4. Other contact zones

Black-eared and Pied Wheatears are also in secondary contact in eastern Bulgaria, in Transcaucasia, and on the Mangyshlak Peninsula, as illustrated on Figure 1. Detailed studies to determine the extent of geographical overlap and hybridization have only been carried out on the Mangyshlak Peninsula.

Eastern Bulgaria. — As reported by Baumgart (1971), *O. hispanica* and *O. pleschanka* hybridize occasionally in eastern Bulgaria where they meet near the Black Sea coast (two hybrids, plumage I e, observed). A detailed study of the populations in the contact region would be of interest.

Transcaucasia. — Intermediate specimens are also known from Transcaucasia (Portenko 1954) where a similar zone of parapatric hybridization probably exists as that described in this article from northern Iran. I examined five males from Zakataly (point no. 44 on map by Stresemann et al. 1967): One pure white-throated *hispanica*, two hybrids (II c, I c) and two pure *pleschanka*. Another 'gaddi' specimen (I c) examined came from the hilly Dagestan area, north slope of the Caucasus Mountains (point no. 43 on map by Stresemann et al. 1967) where *hispanica* specimens have also been collected (Portenko 1954). Raethel (1955) observed individuals of both *hispanica* and *pleschanka*, or at least close to these phenotypes, near Mingetschaur and Radde (1884) reported both species from

the Tiflis region¹⁾ (see also Grote 1937 and Jordania 1975). Kleinschmidt (1936: 377, pl. II) described and illustrated a hybrid specimen from Lenkoran on the Caspian coast (no date). The black throat of this bird (plumage II b/d; Fig. 6) is slightly more extensive than in typical *O. h. melanoleuca* and is narrowly connected with the black shoulder by black feathers. Moreover, three discontinuous blackish stripes are formed on the back by dark feather tips. The bird resembles our plumage II b in the coloration of the throat but approaches II d in the color of the back.

The two hybrid males (plumage II c) collected near Bandar-Pahlavi on the Caspian coast of northwestern Iran by Schüz (1959: 105, sub. nom. *O. leucomela*) and later described in more detail by Diesselhorst (1962: 15), probably belonged to the hybrid population of Transcaucasia and were on their return migration when shot on 24 and 30 April 1956.

Introgression of *pleschanka* genes may extend from Transcaucasia south into the *hispanica* population of northwesternmost Iran. Erard & Etchécopar (1970: 97) collected three black-throated males at Maku-Bazargan (Map, point 17) one of which may be a hybrid (p. 31). Introgression is more conspicuous in eastern Turkey. I examined several specimens of white-throated males of *O. hispanica* from this area in which the black color of the ear coverts is extended to the sides of the neck (plumage I b). It appears doubtful to me that pure *pleschanka* phenotypes regularly breed in eastern and even central Turkey, as recorded by some authors (summarized by Kumerloeve 1975²⁾). Careful collecting is needed to compare the so-called "*pleschanka*" specimens, as some of them may represent intermediate plumage types. However, since the *pleschanka* populations breeding north of the Black Sea regularly migrate through Turkey, some individuals may indeed terminate their migration in this country and attempt nesting there.

Mangyshlak Peninsula. — *Oenanthe pleschanka* and *O. hispanica* are locally sympatric and hybridize extensively on Mangyshlak Peninsula, eastern Caspian Sea (Panov & Ivanitzky 1975). This isolated

¹⁾ The type specimen of *O. hispanica melanoleuca* came from Tiflis and may not have been "pure" genetically. G \ddot{u} ldenst \ddot{a} dt's original illustration of this bird (Nov. Comm. Acad. Sci. Petrop. 19, 1775, pl. 15; reproduced by Kleinschmidt 1936, pl. III) shows the black throat patch to be extended somewhat toward the black shoulder. However, it will remain unknown to what extent this feature is an artefact of preparation and mounting of the specimen.

²⁾ Kumerloeve (pers. comm.) informed me that several recently published observations of *O. "pleschanka"* in Turkey have been based on misidentification. Even the old record of *pleschanka* from Lake Van (Witherby 1907) is suspect. I examined at Tring (BMNH) a male collected by R. B. Woosnam at Lake Van on 25 June 1905. This specimen is an example of *O. hispanica melanoleuca* (black throat 21 mm) and is probably the bird that Witherby (1907) listed under the designation "*Saxicola morio*" (= *O. pleschanka*) collected at the same locality and on the same day.

population is composed of 73.5 % pure *pleschanka*, 2.99 % pure *hispanica* and 23.5 % hybrids. Panov & Ivanitzky (l. c.) collected only few specimens establishing the phenotypic composition of the Mangyshlak population mostly by observation. In view of the rather subtle characters of some of the hybrids, e. g. the slightly reduced black throat color of phenotypes near II f (Fig. 6), I wonder whether the percentage of hybrids in this population might not be somewhat higher. Despite the occurrence of several hybrid phenotypes (I b, I c, I f, I g, II c, of our Fig. 6), the black-throated morph of *O. hispanica* (plumage II a) is missing (!) from the small isolated Mangyshlak population due to genetic drift according to Panov & Ivanitzky (1975). The latter authors did not discover indications of ecological (habitat) isolation between *hispanica* and *pleschanka* on Mangyshlak Peninsula or of seasonal isolation in the timing of migration, pair formation or breeding. Behaviorally, the two species are also practically identical (minor quantitative differences were noted) as are their songs and calls.

Since females of *hispanica* and *pleschanka* cannot be distinguished in the field or in the hand according to Panov & Ivanitzky (1975), the existence of hybrid pairs can only be verified through experimental shooting and direct observation of pair formation with a new partner. Panov & Ivanitzky (l. c.) conducted several interesting experiments in this respect:

1) They collected four females of a pure *hispanica* male with which this male successively formed a pair only hours after the removal of each previous female. In view of the scarcity of pure *hispanica* individuals in the study area, and the common occurrence of *pleschanka* females, the rapid pair formation of this male in the successive experiments supports the assumption that he had paired with *pleschanka* females.

2) The pure *pleschanka* male of another pair was collected. On the following day, the female had formed a pair with a '*vittata*' male indicating that a black or white throat color was insignificant to her in partner selection. 3) Panov collected the male of a third pair, in this case a pure *hispanica* phenotype. Six hours later the female had formed a pair with a typical *pleschanka* male. Obviously, the conspicuous differences in the male plumages of *hispanica* and *pleschanka* have been of only subordinate significance for partner selection in this female and probably are insignificant for other females as well.

The northern Iranian hybrid zone in the Elburz Mountains probably extends east to the northern foothills of Kopet Dag (Turkmenistan), where Panov & Ivanitzky (1975) reported an increased occurrence of '*vittata*' males and of several other hybrid phenotypes. I collected one '*vittata*' male north of Quchan (Map, no. 49) and another hybrid was collected by Erard & Etchécopar (1970) near Bojnurd (no. 47).

Black-throated and white-throated individuals of *O. hispanica* occur during the migration periods south of Mangyshlak Peninsula near Bandar-i-Gaz and on the Miankaleh Peninsula, southeastern corner of the Caspian Sea (Feeny et al. 1968; D. A. Scott, pers. comm.). These are probably, at least in part, members of the population inhabiting Mangyshlak Peninsula to the north and the northern foothills of Kopet Dag to the east. The presence of black-throated males among these migrants is noteworthy, as this form was not reported from the Mangyshlak Peninsula by Panov & Ivanitzky (1975).

2.5. Discussion

2.5.1. Interpretation of field data. — The above data on geographical distribution suggest that *Oenanthe hispanica* and *O. pleschanka* do not overlap in range in northern Iran but are parapatric in the central Elburz Mountains where they meet. The occurrence of several types of intermediate plumages among males near the contact zone in this and other areas further indicates that gene exchange is taking place. Males with plumages Ib-f and IIb-f may be classified as hybrids including the color morphs 'gaddi', 'libyca', 'transfuga', the so-called 'white-backed *pleschanka*', etc. The widely varying plumages indicate that F₁-hybrids backcross with parent forms and that the various phenotypes of a given intermediate population (e.g. in the Tehran region) probably form a single interbreeding population. However, matings may not occur at random and gene flow probably is not unimpeded. This is suggested by the absence of a true hybrid population (i. e. over 95 % hybrids, Short 1969) separating the parent forms to the east and west. Pure *hispanica* and pure *pleschanka* phenotypes occur in their respective distribution areas to the contact zone near Tehran, where they each represent about 35 % of the populations (Table 4). Hybrids do not bridge the morphological gap between the parent forms completely and constitute only about 65% of the populations near the contact zone. I conclude that *hispanica* and *pleschanka* form a zone of parapatric hybridization in northern Iran, a term proposed by Woodruff (1973) in a general discussion of hybridization phenomena. Geneflow is insufficient to consider *hispanica* and *pleschanka* as conspecific. They are parapatric species hybridizing to a limited extent where they meet ¹⁾.

¹⁾ Any species/subspecies limit based upon a given percentage of parental phenotypes in the populations near the contact zone, whether 5 %, 30 % or 50 %, will fall in a continuum of gradually differing pairs of closely related forms and will arbitrarily separate some pairs which are in reality more similar to each other than to many forms within their own respective categories. I prefer an 'early' species limit at a low percentage of parental phenotypes not only for the reasons stated by Short (1969: 89) but also because in this way a larger number of interesting border line cases are retained taxonomically as species rather than being treated as 'subspecies' of which one might more easily lose sight in faunal or systematic publications. The close relationship of weakly differentiated species could be emphasized by combining them in superspecies.

Table 4: Contact zone of Black-eared Wheatear (*Oenanthe hispanica melano-leuca*) and Pied Wheatear (*O. p. pleschanka*) in the Elburz Mountains of northern Iran. Composition of male populations. See text and Figure 7 for numbered localities.

Species	Area	Number (percent)				
		N	Pure phenotypes		Hybrids	
			With black throat	With white throat		
<i>O. hispanica</i>	Manjil area (no. 24)	20	16 (80)	3 (15)	1 (5)	
	Karaj area (no. 25, 28)	7	4 (57)	0 (0)	3 (43)	
	Tehran area (no. 29—31, 33—34)	17	3 (17.5)	3 (17.5)	11 (65)	
<i>O. pleschanka</i>	Zam Rud — Semnan area (no. 32, 35—38)	17	6 (35)	0 (0)	11 (65)	
	Qusheh-Mojan (no. 39—42)	19	7 (37)	0 (0)	12 (63)	
	Kosh Yeilagh (no. 43—44)	9	8 (89)	0 (0)	1 (11)	

An extensive overlap zone of *hispanica* and *pleschanka* in Iran as postulated by Vaurie (1949 b, 1959) and Stresemann et al. (1967) does not exist. Migrant birds and intermediate plumage phenotypes (hybrids) found during the breeding season together with pure parental individuals near the contact zone in the central Elburz Mountains have been mistaken to indicate sympatry of these wheatear species. As examples from the area inhabited by pure *pleschanka* phenotypes I cite several hybrid specimens of plumage II c collected at Mt. Damavand, at Chehar-Deh and near Firuzkuh which Stresemann et al. (1967; points 50 and 51 of their map) and Paludan (1940) had erroneously referred to *O. "hispanica melano-leuca"* without comments (see p. 33).

Sarudny's records of "*pleschanka*" from the northwestern Elburz Mountains (Keroó, Kochrud, Ser-i-Pul; Sarudny & Härms 1926: 25; mapped by Vaurie 1949 b) in the range of *O. hispanica* are difficult to judge in the absence of more detailed plumage descriptions or the specimens themselves. We found only *hispanica* in the Qizel Owzan Valley. Conceivably, II f-hybrids ('*transfuga*') may have been or may still be breeding occasionally in the area where Sarudny collected the specimens which he designated "*pleschanka*". Records based on incomplete reports from critical areas of contact and potential overlap may have to be disregarded until the collection of adequate material will permit an analysis.

Data from the Zagros Range is also insufficient to prove an overlap zone of *hispanica* and *pleschanka* in southwestern Iran. Cornwallis (1975)

studied the wheatears in this region over several years and never found *O. pleschanka* breeding. It is, however, a common passage migrant. A few records indicate that nesting of *pleschanka* might occur occasionally or at least be attempted in the Zagros Mountains. A female from Neiriz identified as *pleschanka* by Vaurie (1949 b) was labelled by the collector as "laying" on March 29. Erard & Etchécopar (1970) observed a male of *pleschanka* carrying food near Persepolis in the Shiraz region on April 18, 1967 (courtship feeding?). Cornwallis (1975) recorded several pairs of *pleschanka* on established territories outside the breeding range of *hispanica* in April 1967 and April 1971; however, they had all disappeared by early May without breeding. Specimens of *pleschanka* from Dasht-i-Arjan (9 April) and Shiraz (June) mentioned by Vaurie (1949 b) may have been migrants or stragglers. It is not at all clear that they were on their breeding grounds. Cornwallis (1975) therefore disputes with good reason Vaurie's contention that there is overlap in the breeding ranges of *O. hispanica* and *O. pleschanka* in southwestern Iran.

Summarizing, the truth about the interrelationship of these two wheatear species probably lies between the alternatives postulated by previous authors: a) complete intergradation of two non-overlapping forms to be considered as conspecific (Kleinschmidt, Gladkov, Portenko) and b) geographical overlap of two non-hybridizing or rarely hybridizing species (Grote, Vaurie, Stresemann). Instead, Black-eared Wheatear and Pied Wheatear are parapatric species which are not fully isolated reproductively producing hybrids that constitute about 65 % of the peripheral populations near the contact zone. The case is of particular importance, as these forms are at a level of differentiation close to the limit of species and subspecies. Additional detailed field studies are therefore desirable.

Panov & Ivanitzky (1975) assumed that contact and hybridization between *O. pleschanka* and *O. hispanica* are restricted in most areas where they meet including northern Iran due to: a) limited available breeding habitat, b) a difference in the timing of pair formation and spring arrival on the breeding grounds and c) a neutralizing effect of gene flow from the main species ranges. These authors also interpreted the hybrids collected in Iran as migrants from distant contact zones. The data presented in this report contradict these interpretations.

2.5.2. Origin of polymorphism. — Increased variation in plumage color and the occurrence of intermediate phenotypes near the contact zones of *O. hispanica* and *O. pleschanka* are here interpreted as due to parapatric hybridization. We may speculate that the polymorphism of the populations in the main species ranges, i. e. the occurrence of discontinuous phenotypes, originated from introgression of genes of the respective ally spreading from the hybrid zones. This suggestion is supported by the following facts and considerations:

a. The polymorphism in the majority of the populations of *hispanica* and *pleschanka* refers only to the color of the throat (black or white) and probably has a simple genetic basis. Stresemann (1924) assumed that all males of the '*stapazina*' morph of *O. hispanica* are heterozygous (p. 16).

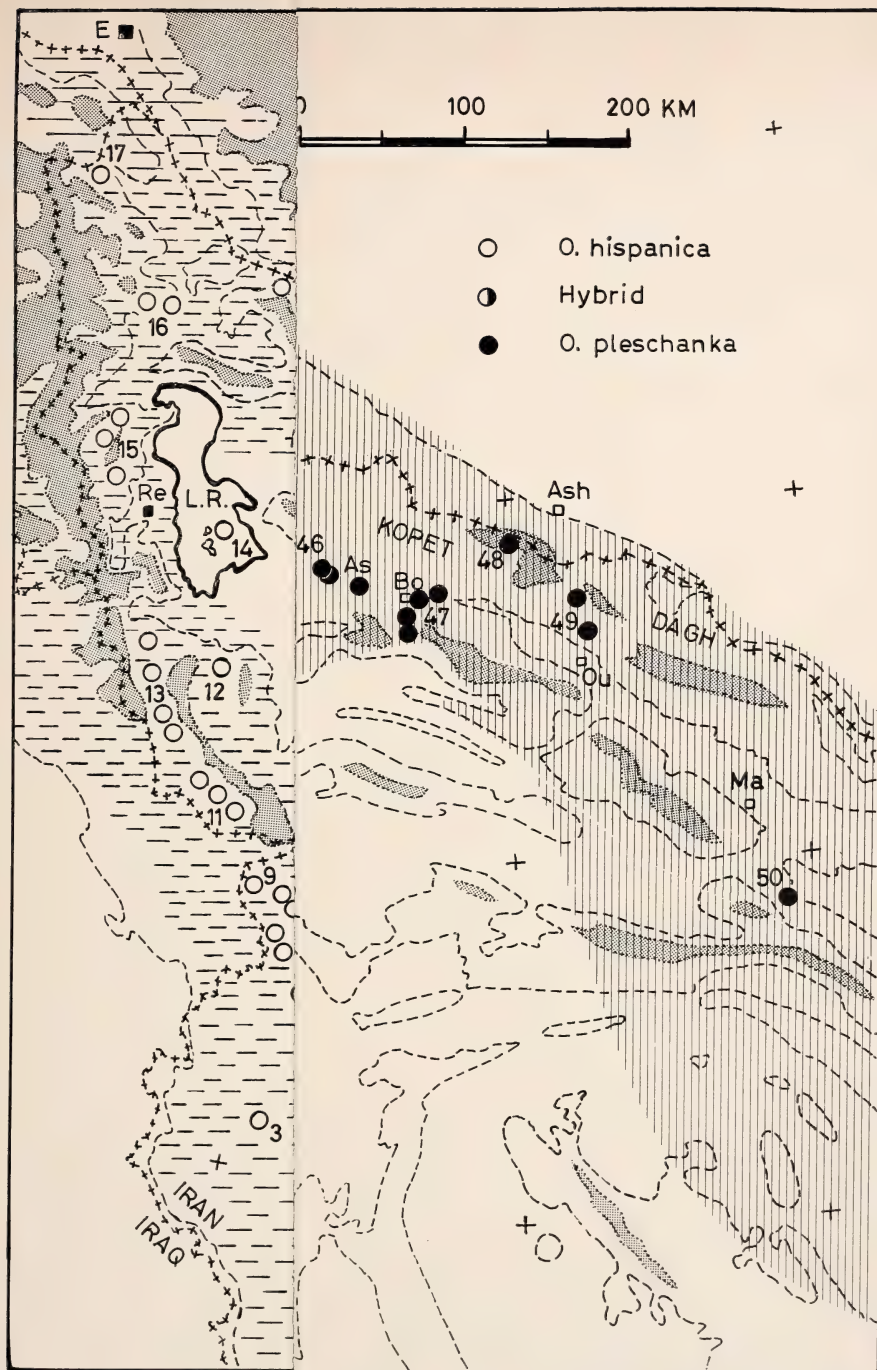
b. The ratio of black-throated morphs among males of *hispanica* increases conspicuously from west to east approaching the contact with *pleschanka* (in which most individuals have a black throat).

c. The extent of the black throat in the '*stapazina*' morph of *O. hispanica* decreases in the Mediterranean region from east to west, i. e. with increasing distance from the black-throated *pleschanka*.

d. The white-throat character in *O. pleschanka* (i. e. the '*vittata*' morph) may be correspondingly due to an eastward introgression of the '*aurita*' character of *O. hispanica*. This introgression was necessarily restricted because of the massive western introgression of the black-throat character of *O. pleschanka* into the population of *O. hispanica*. The percentage of '*vittata*' decreases from 10 % of the total male population (15 % of pure *pleschanka* phenotypes) on the Mangyshlak Peninsula in an eastern direction to less than 1 % in central Asia, i. e. with increasing distance from the white-throated *O. hispanica* (Panov & Ivanitzky 1975). The interpretation of '*vittata*' as a product of hybridization and introgression is further supported by the absence of white-throated males from the insular population *O. pleschanka cypriaca* which is isolated from potential *O. hispanica* gene flow.

Based on the above considerations, an originally 100 % white-throated *hispanica* population may have established contact with an originally 100 % black-throated population of *pleschanka* leading to hybridization along the various contact zones and to introgression of certain characters into the main populations of the respective ally. In this way, polymorphism for throat color may have originated from the eastern *pleschanka*-character "black-throat" massively penetrating the *hispanica* range west to Spain and northwestern Africa, its phenotypic expression gradually, but not uniformly, being diminished and almost entirely "swamped" in some specimens from Spain and Morocco which have only a black chin and upper throat. Conversely, the *hispanica* character "white-throat" possibly introgressed the *pleschanka* populations from the zone of parapatric hybridization in northern Iran and Mangyshlak Peninsula east to Mongolia. The latter introgression was necessarily restricted because of the massive reverse introgression of "black-throat" into the range of *hispanica*.

Recently, Panov (1974) emphasized the frequent occurrence, in *Oenanthe picata*, of phenotypes intermediate between the three color morphs '*picata*', '*capistrata*' and '*opistholeuca*'. The same author also pointed out differences in breeding schedule and courtship behavior of these sympatric

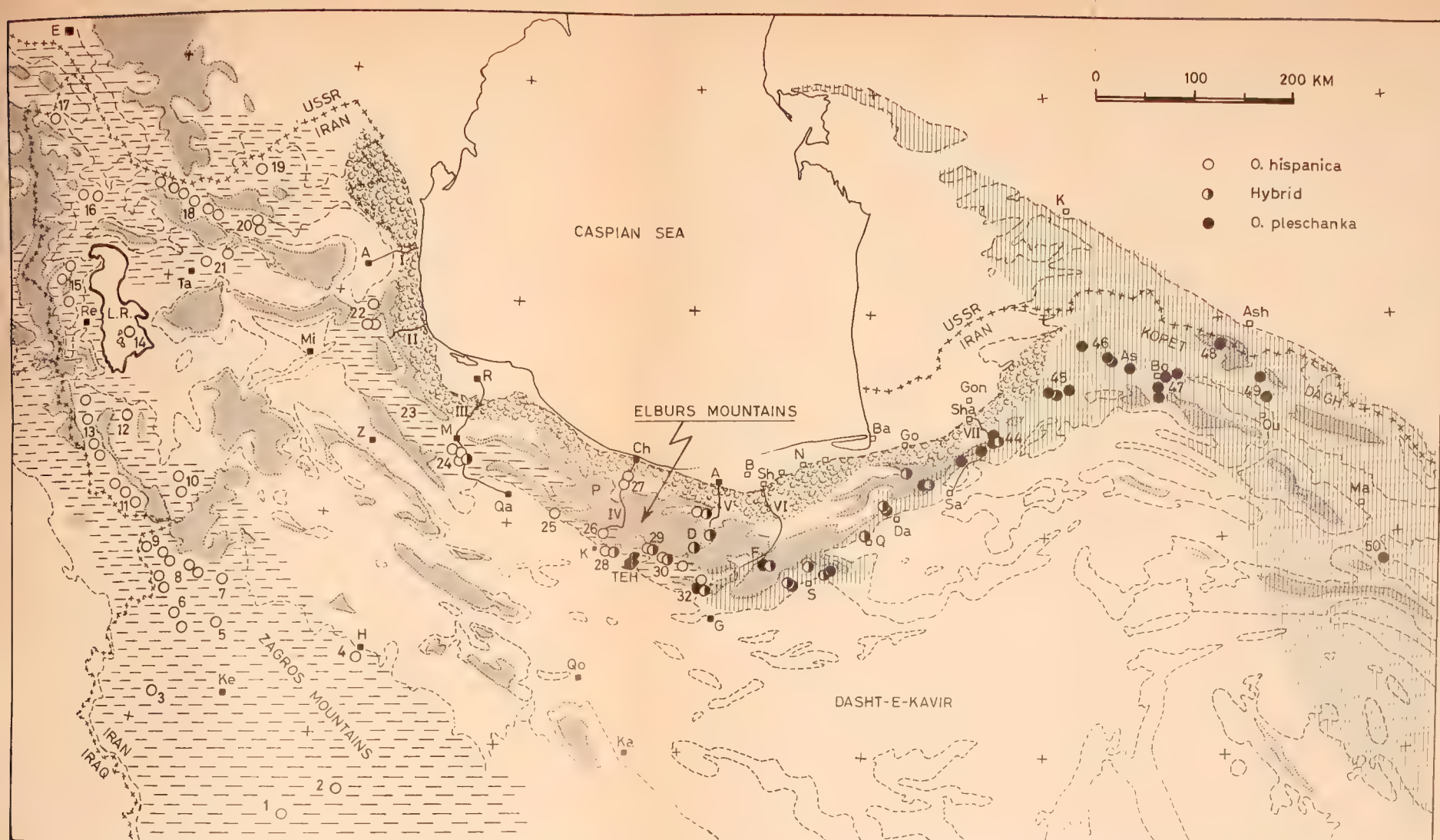


Distribution of Lake Rezaiyeh. Ta — Tabriz. Mi — Mianey. (O. pleschanka). R — Rasht. M — Manjil. Qa — Qasvin.

— Pishkuh. Ch — Chalus. TEH — Tehran. Lavand. G — Garmsar. S — Semnan. Q — Qazvin. M — Meyamey. Ko — Kordabad. J — Jolfa. Sh — Shahi. S — Sari. N — Neka. B — Behshahr. Ch — Chalus. Ma — Mashad. Ma — Mashad. Ma — Mashad.

Explanation: Solid circles — Intermountain. Qu — Quchan. Ma — Mashad.

Ins: I Ardebil — Astara road. II Khalkhal — road. IV Karaj-Chalus road. V Amol road. VII Shahrud-Shahpasand road (Koshi high pass).



Distribution of Black-eared Wheatear (*Oenanthe hispanica*) and Pied Wheatear (*O. pleschanka*) in northern Iran. Parapatric hybridization occurs near the contact zone of these species in the central Elburz Mountains.

Explanation: Open circles and area dashed horizontally — *O. hispanica melanoleuca*. Solid circles and area hatched vertically — *O. p. pleschanka*. Half-solid circles — intermediate phenotypes (hybrids). Numbers refer to list of localities in the text which gives further details (see also Fig. 7 and 8). Shaded area — Elevations above 2134 m (7000 feet). Dashed line delimits hilly areas and plains and is not a contour line. Tree symbols — distribution of Caspian forest. Agricultural Caspian lowlands are largely deforested today.

E — Erewan. Re — Rezaiyeh. L. R. — Lake Rezaiyeh. Ta — Tabriz. Mi — Mianey. Kh — Khalkhal (Heroabad). Z — Zanjan. R — Rasht. M — Manjil. Qa — Qasvin. H — Hamadan. Ke — Kermanshah. P — Pishkuh. Ch — Chalus. TEH — Tehran. Qo — Qom. Ka — Kashan. D — Damavand. G — Garmsar. S — Semnan. Q — Qusheh. Da — Damghan. Sa — Shahrud. M — Meyamey. Ko — Kordabad. J — Jajarm. A — Amol. B — Babolsar. Sh — Shahi. S — Sari. N — Neka. Be — Behshahr. Ba — Bandar Gaz. Go — Gorgan (Astarabad). Sha — Shahpasand. Gon — Gonbad-i-Qabus. As — Ashkhaneh. Bo — Bojnurd. Qu — Quchan. Ma — Mashad.

Motor roads across the Elburz Mountains: I Ardebil — Astara road. II Khalkhal-Asalam road. III Qasvin-Manjil-Rasht road. IV Karaj-Chalus road. V Amol road (Haras Valley). VI Firuzkuh-Shahi road. VII Shahrud-Shahpasand road (Kosh Yeilagh pass).

morphs. Panov is inclined to interpret the plumage variation in *O. picata* as resulting from secondary contact and hybridization of 'semispecies' which had originated in geographic isolation from one another.

Previous discussions of polymorphism in wheatears (genus *Oenanthe*) by Mayr & Stresemann (1950), Huxley (1955) and Dorst (1974) were directed at an interpretation of the maintenance of this plumage variation in terms of "balanced" polymorphism (see also Selander 1971). However, these authors did not explore the problems of origin and history of this polymorphism, e.g. the possible relations between polymorphism and hybridization which were treated as strictly separate phenomena. Apparently, there is no case of avian hybridization known which, through processes of selective balancing and genetic stabilization, may have developed into polymorphism such as suggested above for the situation in *Oenanthe hispanica* and *O. pleschanka*.

Short (1963) analysed the hybridization between the North American wood warblers *Vermivora pinus* and *V. chrysoptera*. He speculated (p. 159) that "if isolating mechanisms are lacking or are ineffective, we may expect a reshuffling of the gene pool based upon selection favoring certain of the genotypes, and perhaps the ultimate resolution of the situation in some form of polymorphism". Short (pers. comm.) further mentioned that hybridization, where it occurs in these wood warblers, definitely has triggered an expansion in range and numbers of the 'morphs'; following such "bursts", the one morph tends to predominate, but 'hybrids' remain continuously present in low numbers. Another example is the Variable Antshrike (*Thamnophilus caerulescens*), a South American antbird, in which the occurrence of certain polymorphic plumage variation may be related to zones of hybridization (Short 1975).

Baker (1973, 1975) studied in detail the conspicuous plumage variation in the Variable Oystercatcher, *Haematopus unicolor*, of New Zealand, which probably originated from hybridization after multiple invasions of parental stock from Australia. The plumage variation in this species had been described by some authors as "polymorphic". However, a continuous series of intermediate phenotypes exists and the term polymorphism therefore does not apply. Brown & Benson (1974: 226) suggested that the balanced polymorphism in the Neotropical butterfly *Heliconius numata* probably originated from hybridization along secondary contact zones and introgression ("... color patterns were evolved in the past and became stabilized in relatively isolated areas ... [Local populations] subsequently spread out, mixing and interacting in a relatively simple fashion with each other ...").

3. Interrelationship of Black-headed Bunting (*Emberiza melanocephala* Scopoli) and Red-headed Bunting (*E. bruniceps* Brandt)

The closely related Black-headed and Red-headed Bunting replace each other in southeastern Europe-Middle East and in central Asia, respectively. They have established contact near Lake Elton to the north of the Caspian Sea and in northeastern Iran to the south of the Caspian Sea (Fig. 9). Since a number of hybrids have been collected in the latter area, Paludan (1940), Voous (1960) and Portenko (1960) considered these buntings as conspecific despite their conspicuously different male plumages. On the other hand, Spangenberg & Sudilovskaya (1954), Vaurie (1956, 1959), Stresemann & Mauersberger (1960), Paynter (1970) and other recent authors emphasized the observed differences between *melanocephala* and *bruniceps* maintaining both forms as separate species.

I studied the populations of these buntings in northern Iran during May—June 1976 (28 field days) to assess their interrelationship and to obtain additional data to judge their taxonomic status; 53 specimens were collected. Briefly, *melanocephala* and *bruniceps* hybridize to a certain extent in a restricted area of overlap (sympatry) but gene flow is insufficient to consider both forms as conspecific. They represent an interesting case of weakly differentiated species not far beyond the subspecies stage and together form a superspecies. Detailed field studies of these birds in the contact area based on color-marked individuals would be desirable.

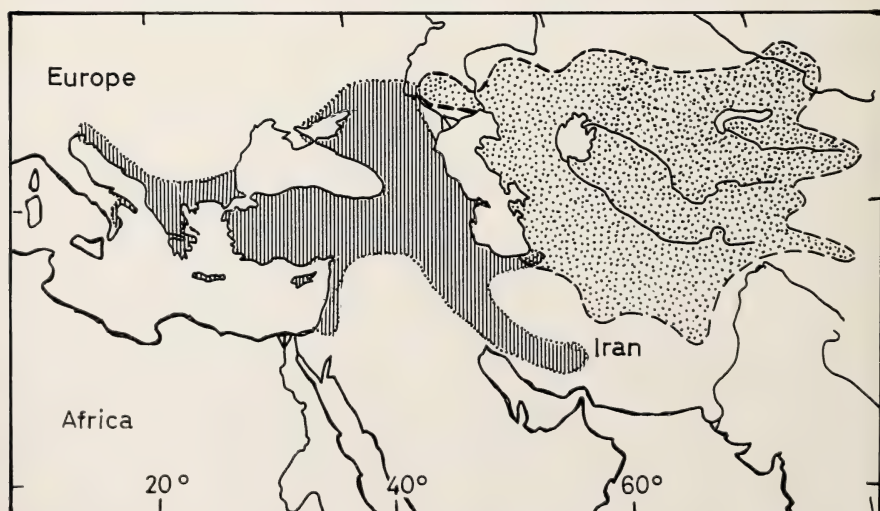


Fig. 9: Distribution of Black-headed Bunting (*Emberiza melanocephala*), area hatched vertically, and Red-headed Bunting (*E. bruniceps*), area stippled. Adapted from Stresemann & Mauersberger (1960).

3.1. Coloration and taxonomy

Geographical variation is inconspicuous in *E. melanocephala* and *E. bruniceps*; both species are monotypic. *E. melanocephala* is larger in all measurements (Table 5), is heavier, and has a more pointed wing tip than *E. bruniceps*. The wing formula is the same in both species (9, 8, 7 subequal > 6) but the shape of the wing tip is not (Vaurie 1956). In *melanocephala*, in most cases the ninth (outer) primary is slightly longer than the eighth and seventh primaries (this holds for 13 of the 17 males of my sample from northwestern Iran; in four males primary 8 is longest). Conversely, in most *bruniceps*-males primary 8 is longest (in 6 birds of a sample of 9 males from northeastern Iran this is the case; three males have primary 9 longest as in *melanocephala*; see also Erard & Etchécopar 1970). Vaurie (1956) pointed out that the gap between the tip of primary 6 and 7 is about twice as wide in *melanocephala* as in *bruniceps*. Values in my sample range from an average of 2.7 mm or 3.1 % of wing length in *bruniceps* to 4.3 mm or 4.6 % of wing length in *melanocephala* (see Table 5 and similar comments by Erard & Etchécopar 1970). These slight structural differences may be due to positive allometric growth of the wing tip in connection with absolute size increase in *melanocephala*.

The peculiar molt pattern, unique among passerine birds, is identical in *melanocephala* and *bruniceps*, as is the coloration of the young and females and of the eggs (Stresemann & Mauersberger 1960, Stresemann & Stresemann 1969). The song of both species near the contact zone is indistinguishable but geographic variation in song pattern is conspicuous. Song dialects exist within the range of *melanocephala* and are favored by the semi-isolation of bunting "colonies" around villages (see below) where young males probably learn the song from adult males. Songs are recognizably different in various bunting "colonies" along the Elburz Mountains, but all males within a given "colony" sing alike. Thus, while males at Talebabad, north of Semnan, sing "tsit-tsit-zit-titeroi-titje", those at Mojan, 140 km to the northeast near Shahrud, seem to sing "zit zit zit tititeroit" with a change in emphasis to another syllable. The song of the males in Azerbaijan, northwestern Iran, again is somewhat different in character, although similar in pattern. Erard & Etchécopar (1970) commented on similar aspects of the song of *melanocephala*.

The following description of adult males emphasizes the conspicuous individual variation of plumage characteristics, as this aspect is important for an assessment of hybridization at the contact zone. Only males are considered in this analysis, females of both species being inconspicuous, sparrow-like and quite similar in coloration.

3.1.1. Black-headed Bunting (*E. melanocephala*). --- Adult males in spring have the upper head and the sides of head black, fresh

Table 5: Measurements (mm) of adult males of Black-headed Bunting (*Emberiza melanocephala*, top). Red-headed Bunting (*E. bruniceps*, bottom) and intermediate populations in the zone of overlap and hybridization (Bastam Valley and Meyamey). Material collected in May—June 1976.

	Wing (flat)				Tail				Bill from nostril				Difference primaries 6 and 7			
	Range		Mean		Range		Mean		Range		Mean		Range		Mean	
	N			σ				σ				σ				Percent of wing length
Northwest Iran (<i>melanocephala</i>)	13	92—95.5	93.5	1.04	69.5—75	72.2	1.74	1.74	10—11.1	10.4	0.45	0.45	3—5.9	4.3	3.2—6.4	4.6
Mojan	10	88—96.5	92.7	2.39	69.5—74	72.2	1.58	1.58	9.5—10.8	10.0	0.32	0.32	3.2—4.9	4.2	3.6—5.3	4.6
Abr ¹⁾	5	87—95	91.0	3.16	67—72	70.1	2.07	2.07	9.5—10.5	10.0	0.32	0.32	3.2—4.3	3.8	3.4—4.6	4.1
Meyamey	7	86—93	89.1	3.07	67.5—72.5	70.3	1.65	1.65	9—10	9.9	0.45	0.45	2—3.5	2.6	—	—
Northeast Iran (<i>bruniceps</i>)	10	86—90	87.5	1.50	67—72.5	69.9	2.04	2.04	8.7—10	9.3	0.40	0.40	2—4.2	2.7	2.3—4.6	3.1

¹⁾ Wing length of 22 males collected at Abr by Paludan (1940) is 87—94 (90.9) mm.

feathers with gray fringes. The entire lower surface is bright yellow including the sides of the neck. Back cinnamon to light chestnut, this color variably extending to the sides of the breast and to the upper neck. In seven males from northwestern Iran (total sample 18 males) the yellow of the sides of the neck is connected on the upper neck forming a complete yellow collar. Rump with a yellow tinge. Although the back is mostly uniformly colored, in three specimens of a total of 18 males a varying number of shoulder feathers have a dusky shaft streak. These may be first-year males or they may be older males with a few remaining "summer feathers" which were not renewed during the preceding winter molt. The Stresemanns (1969) emphasized the rather large individual variation, especially in the extent of the summer molt of these buntings.

All males of pure *melanocephala* observed or collected in northern Iran have a uniform yellow throat and breast like the rest of the underparts. In some specimens from the Balkan Peninsula (Durazza and Sarepto; BMNH, AMNH), the lateral throat and upper breast are irregularly spotted with black. One male has the entire throat and upper breast uniformly black. The plumage is otherwise normal in these specimens.

3.1.2. Red-headed Bunting (*E. bruniceps*). — Head, throat, and breast redbrown, the intensity and extent of this color varying conspicuously in the ten males from northeastern Iran (Shahpasand and Bojnurd areas), all collected in late May 1976. At one extreme are specimens with the entire head, throat and breast rich redbrown and at the other extreme are birds with lighter and more restricted cinnamon brown upper breast, throat and face, the sides of the breast, throat and upper head being increasingly golden cinnamon. The color of the back varies from greenish yellow, olive green to brownish green, the feathers with brownish black shaft streaks which also vary in width. In one bird from Bojnurd (Khorasan), the back feathers are redbrown centrally with greenish yellow borders. Underparts rich yellow in all males. A pronounced individual variation in coloration as described above from Iranian birds is known in most populations from various parts of the species range (Spangenberg & Sudilovskaya 1954, Hartert 1910).

3.2. Geographical and ecological distribution

Emberiza melanocephala is a common bird from Italy and the Balkan Peninsula through Turkey, parts of southwestern Russia east into Iran (Fig. 9). It inhabits a variety of open grassy habitats where bushes and scattered low trees provide song perches for the males. In Iran, the species is widely distributed along the Zagros Range and it follows agricultural valleys of the Elburz Mountains reaching the Shahrud area at the eastern end of this range. We did not find the Black-headed Bunting along some parts of the southern base of the Elburz, e. g. near Qasvin, around Garmsar,



Fig. 10: Eastern Elburz Mountains; view south toward the village of Gerdab in valley bottom (poplar trees in right background; 2000 m elevation); 25 kilometers westnorthwest of Shahrud; road to Tash near locality no. 42 of Fig. 7; 22 May 1976. Two pairs of *Oenanthe finschii* inhabited the slope in foreground and to the left; several pairs of *Oenanthe p. pleschanka* and one male hybrid II c occupied portions of the valley bottom and of the basal mountains slopes in the background. A few more or less "pure" males of *Emberiza melanocephala* were seen in the fields around Gerdab in the background to the right.



Fig. 11: Central Elburz Mountains, Baladeh Valley at 2500 m elevation; about 60 kilometers north of Tehran (west of locality no. 1 of Fig. 13); 28 May 1976. Black-headed Buntings, *Emberiza melanocephala*, breed around the village.



Fig. 12: Cornfields and gardens around a village in Khorasan Province (north-eastern Iran) at 1200 m elevation, southern base of arid mountains 40 kilometers south of Bojnurd on the road to Esfarayen (locality no. 26 of Fig. 13); 24 May 1976. Red-headed Buntings, *Emberiza bruniceps*, were common in the cultivated area around the village.

Semnan or Damghan, but it is present at Karaj (west of Tehran), and in small valleys of the southern flank of the Elburz Mountains above Qasvin (in the Samghabad Valley), above Tehran, near Firuzkuh (Fig. 13 no. 2), and above Semnan (Talebabad in the Shahmirzad Valley, Fig. 13, no. 3). *E. melanocephala* is rare in the humid Caspian lowlands, although one would think that the destruction of the forest and spread of agriculture had provided suitable nesting areas. Apparently, habitats are too damp in the Caspian lowlands. Isolated small groups of this species inhabit the lower Chalus Valley and the Baladeh Valley (Fig. 13, no. 1), south of and above the forest belt.

The Red-headed Bunting is also a conspicuous and common bird in its distribution area in south-central Russia, northwestern India, Afghanistan and northeastern Iran (Fig. 9), where it inhabits similar habitats as the Black-headed Bunting. The deserts of the central Iranian plateau are not occupied by these buntings which meet at the eastern end of the Elburz Mountains. The Red-headed Bunting has been reported several times from western Europe (Spain, France, Germany) in recent years. These birds probably escaped from captivity.

In northern Iran, Black-headed and Red-headed Buntings preferably inhabit agricultural areas where they are locally abundant birds. Densities in cornfields with some elevated perches such as scattered bushes, low trees or just telephone wires along a road may reach 4—5 pairs per kilometer. *E. melanocephala* is also common, although in decreasing numbers, in cultivated valleys of the Elburz Mountains up to at least 2 500 m a. s. l. Here the bird inhabits orchards, gardens and fields surrounded by bushes and a few trees near villages. Similarly, the Red-headed Bunting follows cultivated valleys into the generally lower mountains of northeastern Iran but in Tadshikistan ascends to 3 000 m (Ivanow in Spangenberg & Sudilovskaya 1954). Both species also occupy grassy valleys with scattered bushes uninhabited by man. These areas probably correspond to the original habitat favored by these buntings prior to the occupation of the region by man. The buntings originally inhabited grassy steppes with some bushes or scattered trees near the mountains of northern Iran. It is important to note that *melanocephala* and *bruniceps* presently form series of more or less isolated "colonies" which are separated from one another by barren mountains or uninhabitable steppe and desert plains. This probably also holds for the period prior to the arrival of man.

I assume that both buntings inhabited northern as well as portions of western and eastern Iran thousands of years ago but the extension of agriculture into previously inhospitable areas certainly influenced their numbers and distribution. The destruction of portions of the Caspian forest also allowed at least a limited invasion into the lowlands north of the Elburz Mountains.

3.3. Contact zone in northeastern Iran

The two buntings meet at the northeastern end of the Elburz Mountains where several previous authors (Nikolsky, cited by Paludan 1940, Schüz 1959, Erard & Etchécopar 1970) observed and collected individuals of both species as well as a few intermediate specimens (hybrids). We surveyed the general area of contact (Fig. 13) and obtained field data of about 80 males (26 collected). Since the buntings mostly occur in discrete "clusters" occupying widely spaced agricultural areas, our results are presented below in several paragraphs each referring to a bunting "colony" or a group of related "colonies". I discuss, first, the situation south of the Elburz Range and, second, the contact zone in the Caspian lowlands to the north, in each area proceeding from west to east.

3.3.1. Contact zone south of Elburz Range. — The Black-headed and Red-headed Buntings occur together and produce hybrids in the Shahrud area between Mojan in the west and Meyamey in the east. Thus their ranges overlap here for approximately 90 kilometers.

Bastam Valley. — A fairly large bunting population inhabits the wide agricultural valley of Bastam, northeast of Shahrud (Fig. 13, no. 9—12). The valley is located between the main axis of the Elburz Range and a low interior mountain chain. The valley measures about 15 by 30 kilometers. Here the humidity is somewhat greater than in the steppe and desert areas east and south of Shahrud, as rain clouds sweep over the low divide near Abr (Fig. 13, no. 12) from the Caspian side of the mountains. Extensive fields of corn, beans, potatoes, scattered bushes and rows of low trees provide good habitat for the buntings around the small town of Bastam and the villages of Meyghan and Qaleh-Now located in the wide level center of the valley (elevation 1 500 meters a. s. l.). The buntings are organized in this area as small "clusters" or "colonies" consisting of approximately 5—10 pairs each. Males of these groups are spaced about 100 meters and often sing from telephone wires along the main road.

We encountered a group of 8 males in open fields with several rows of small trees six to eight kilometers northeast of Shahrud, in the southwestern part of the Bastam Valley (Fig. 13, no. 9). Six males were phenotypically pure *melanocephala*, one was *bruniceps* and one male (which we collected) was intermediate. This hybrid specimen (no. 31) has the sides of the breast and the back cinnamon brown, the latter with faint shaft streaks; the upper head is almost uniform yellowish brown, auriculars brown, entire underparts yellow with a few faint redbrown spots on the breast. This individual is roughly intermediate between specimens 352 and 359 on Paludan's (1940) color plate.

Among another group of six males inhabiting part of the central Bastam Valley (14—15 km northeast of Shahrud; Fig. 13, no. 10), four were pure

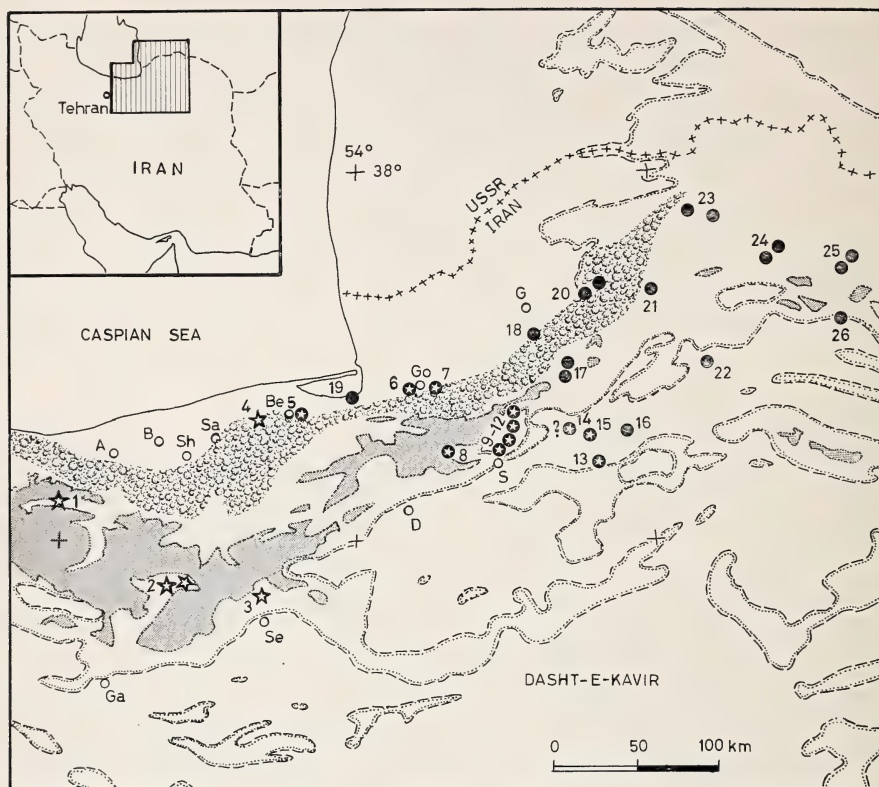


Fig. 13: Zone of overlap and hybridization in Black-headed Bunting (*Emberiza melanocephala*) and Red-headed Bunting (*E. bruniceps*) in northeastern Iran.

Explanations: Open stars — *E. melanocephala*. Closed circles — *E. bruniceps*. Open stars in black circles — *E. melanocephala*, *E. bruniceps*, and their hybrids. These buntings occur in localized pockets of favorable habitat near villages and their distribution is discontinuous (see text for details). Tree symbols — Caspian forest on northern slope of Elburz Mountains. Shaded areas — Elevations above 2314 m (7000 feet). Dashed plus stippled lines delimit hilly areas from plains and are not contour lines. Open circles — villages and towns. A — Amol. B — Babol. Sh — Shahi. Sa — Sari. Be — Behshar. Go — Gorgan (Astarabad). G — Gonbad-i-Qavus. Ga — Garmsar. Se — Semnan. D — Damghan. S — Sharud. Numbered localities are as follows:

1—4 *E. melanocephala*. 1 — Baladeh Valley. 2 — Firuzkuh area. 3 — Shahmirzad Valley. 4 — East of Neka.

5—15 Zone of overlap and hybridization. 5 — Behshar. 6 — West of Gorgan. 7 — East of Gorgan. 8 — Mojan. 9—12 Bastam Valley including Abr (no. 12). 13 — Meyamey. 14 — Mesj. 15 — Jilan.

16—26 *E. bruniceps*. 16 — Hoseynabad and Khordabad. 17 — Tilabad Valley, north slope along road to Shahpasand. 18 — Shahpasand. 19 — Bandar Gaz. 20 & 21 — West and east of Mohammed Reza Shah National Park along main highway. 22 — Jajarm. 23 — Bekadeh region. 24 — Ashkhaneh-Kalateh region. 25 — Bojnurd region. 26 — Southern base of mountains, road Bojnurd-Esfarayan.

melanocephala (one collected), the other two were hybrids (head partially redbrown; head and throat brownish yellow with dull black auriculars). I observed one male of *melanocephala* and one male of *bruniceps* at Qaleh-Now (Fig. 13, no. 11); both birds appeared to be phenotypically pure with no signs of intermediacy.

Bunting "colonies" also exist around several small villages on the mountain flank north of and overlooking the Bastam Valley such as, e. g., Abr (1 700 m), Fig. 13, no. 12. Here a low pass and horse trail connect the Bastam area with the Caspian lowlands (Aliabad). The fields at Abr are separated from the agricultural center of the Bastam Valley by treeless steppe vegetation covering the lower mountain slope. Paludan (1940) collected 25 buntings at Abr among which specimens are phenotypically pure *melanocephala* and *bruniceps* as well as 5 or 6 hybrids "which offer nearly all imaginable transitions between the two extremes". A good color plate illustrates these hybrids. Paludan (l. c.: 38) also mentioned that *melanocephala* was much more common than *bruniceps*, the ratio of these species ranging between 5 : 1 and 10 : 1.

I spent only a few hours at Abr on May 23, 1976. The six males obtained on that day are either pure (one bird) or close to *melanocephala* (five birds). One of the latter has the rump quite yellow, four have conspicuous shaft streaks on their backs which, however, is mostly cinnamon brown. The pileum is suffused with yellowish brown in one bird and almost uniform dark brown in another specimen. Two individuals have a few scattered pale redbrown spots on the breast and mixed blackish yellow lateral throat and redbrown upper breast, respectively. The underparts are uniform yellow in all other specimens.

The wing tip is intermediate in this sample, primary 9 being longest in three birds, and primary 8 in the other three. The average measurements are intermediate (Table 5), the range comprising the extremes of both *melanocephala* and *bruniceps*. In conclusion, both species occur at Abr and produce hybrids, *melanocephala* being predominant, as Paludan (1940) had reported. In addition to the collected material, I observed four males of which three were pure, or close to, *melanocephala* and one was intermediate (estimated "60 %" *bruniceps*).

Mojan. — The Mojan Valley opens into the Bastam Valley from the west and its wide lower portion is covered with dry montane steppe vegetation inhabited among other birds by *Oenanthe deserti* und *O. finschii* (Fig. 3). There are no fields or villages in this area and, consequently, buntings are absent. However, a large bunting population inhabits the fields around the village of Mojan (elevation 2 050 m), Fig. 13, no. 8, at the western head of the valley, 30 km west of Bastam. I also found a few pairs near Gerdab, 8 km northeast of Mojan and located in a valley leading north

to Tash (Fig. 10). The elevation of the latter village (2 500 m) may be too high for our buntings, as I did not find them there.

Among the 23 male buntings observed or collected at Mojan one appeared to be pure *bruniceps*, all others close to and pure *melanocephala*. We obtained a sample of 10 males which have the throat yellow as the remaining underparts; six of the birds have black heads; the back is uniform cinnamon brown except in two specimens which show thin dusky shaft streaks especially on the scapulars. In view of the occurrence of similar specimens in northwestern Iran (see above), I interpret this character as within the range of individual variation of *melanocephala*. Measurements are also similar to *melanocephala* (Table 5). Definite introgression of *bruniceps* genes is evidenced in the collected material by the following facts:

- 1) Feather tips on the pileum are yellowish brown in four birds (restricted to the hind head in one specimen and increasingly invading the black upper head in the others).
- 2) Wing tip is more similar to *bruniceps*, primary 8 being the longest in seven males, primary 9 in three birds.

Meyamey. — An almost pure *bruniceps* population, as judged by the coloration of the male plumage, inhabits the fields at Meyamey (Fig. 13, no. 13) and around other nearby villages located at the northern base of a barren mountain range overlooking a wide plain to the north. Other bunting colonies have formed in this plain around the villages of Mezh, Jilan, Hoseynabad, Kordabad, and Jajarm (Fig. 13, no. 14—16, 22). We did not sample these bunting groups in 1976. A low mountain range and an area of dry tree-less steppe, 60 kilometers wide and uninhabited by man, separate the bunting population of the Bastam Valley from the buntings in the Meyamey region.

Most of the 20—25 territorial males observed at Meyamey were phenotypically pure *bruniceps*, one male more or less pure *melanocephala* and one male intermediate (no. 103). This individual has the throat and upper breast slightly darker yellow than the rest of the underparts and with scattered faint redbrown spots, auriculars dull black with yellowish brown feather tips, upper head light brownish yellow, back greenish yellow with dusky shaft streaks. The coloration of the head in this hybrid resembles that of the intermediate bird (no. 31) collected 8 km northeast of Shahrud. The latter individual, however, has a cinnamon brown back and for this reason is closer to *melanocephala*.

Six other individuals obtained at Meyamey are pure *bruniceps*. They vary conspicuously in the intensity and extent of the redbrown color of the head and breast as is usual in this species. The small size of these birds is also typical for *bruniceps* (Table 5); only the hybrid specimen (no. 103) is larger (wing 93, tail 70, bill 10 mm).

3.3.2. **Contact zone north of Elburz Range.** — Prior to the arrival of man, no habitat was available for the buntings on the northern (outer) flank of the Elburz Mountains or in the Caspian lowlands which were covered with dense broadleaf deciduous forest. The Caspian forest is still preserved on the northern slopes of the mountains but it has largely disappeared from the lowlands due to the spread of agriculture. As mentioned above, the newly opened habitats are probably too damp for *E. melanocephala* which is generally missing from the lowlands of Gilan and Masanderan (rainfall 800—1 800 mm/year). We found only one group of three males (two obtained) 6 km east of Neka (or 18 km west of Behshahr), Fig. 13, no. 4. Erard & Etchécopar (1970) had previously reported this bunting from Behshahr where these authors also observed a few pairs of *bruniceps* (Fig. 13, no. 5).

The Red-headed Bunting commonly inhabits the agricultural areas in northeastern Iran, e. g. near Bojnurd (Fig. 13, no. 25), Ashkhaneh-Kalateh Khan (Fig. 13, no. 24), east and west of the forest of Mohammed Reza Shah National Park (Fig. 13, no. 20, 21). This species is abundant (3—4 pairs/kilometer) along the road from Bojnurd to Shahpasand near the edge of the mountains (Fig. 13, no. 20). No birds were seen for 40 kilometers along the northern base of the Elburz Mountains in seemingly equally suitable areas (but no telephone wires!), until three to ten kilometers east of Shahpasand (Fig. 13, no. 18) where we encountered three males singing from small groves of planted conifers, an unusual perch for this bird. Groups of *E. bruniceps* also inhabit the upper Tilabad Valley along the Kosh Yeilagh road (Fig. 13, no. 17).

We did not find any buntings between Shahpasand and Gorgan. Paludan (1940) collected three male Red-headed Buntings at Fasalabad, east of Gorgan (Fig. 13, no. 7), two of which are hybrids. Schüz (1959) found both species 8 km west of Gorgan (Fig. 13, no. 6) and collected one male which, although close to *bruniceps*, may be a hybrid because of its reduced red-brown throat and breast. The same author observed one male *E. bruniceps* at Bandar Gaz (Fig. 13, no. 19) and Erard & Etchécopar (1970) encountered several pairs near Behshahr together with *E. melanocephala* (Fig. 13, no. 5). It appears from this data that the two buntings occur together (and probably hybridize to some extent) at several localized areas between Behshahr and Gorgan along the northern base of the Elburz Mountains (Fig. 13). This narrow area of overlap is approximately 90 kilometers long, thus similar in extent to the zone of overlap and hybridization south of the Elburz Mountains.

3.4. Discussion

The area of sympatry of *E. melanocephala* and *E. bruniceps* in northeastern Iran may be designated a "zone of overlap and hybridization", a

term proposed by Short (1969). Pure parental phenotypes together comprise considerably more than 5 % of the population in this area. Taxonomically, therefore, the two forms are considered as species. Based on the data presented above, the composition of the male bunting populations at Mojan, in the Bastam Valley and at Meyamey in percent of pure *melanocephala*, hybrids and pure *bruniceps* is estimated to be as follow, 66 : 30 : 4; 57 : 35 : 8; and 4 : 4 : 92, respectively. There is a rapid turnover from predominantly *melanocephala* in the Bastam Valley region (66—57 %) to almost exclusively *bruniceps* at Meyamey (92 %). The uninhabited steppe between these two areas and the axis of the Elburz Mountains together form the main separation between the two species ranges. Some individuals of *melanocephala* and *bruniceps* establish territories beyond this "barrier zone" in the range of the respective ally which leads to hybridization. More hybrids exist in the Bastam area (30—35 %) than at Meyamey (4 %). Truly intermediate hybrid specimens spanning the extremes of both parental phenotypes are encountered only in the Bastam Valley including Abr, the hybrids at Mojan being phenotypically close to *melanocephala*, presumably because of a reduced rate of hybridization with *bruniceps* from the east and correspondingly diminished introgression.

In the Caspian lowlands between Behshahr and Gorgan, the buntings form small scattered colonies composed of *melanocephala*, *bruniceps* and hybrids. The study of their interrelationship in this region is made more difficult because of the general scarcity of the buntings.

4. Historical Interpretation

4.1. Climate and vegetation

The distributional history of birds and other animals in the Middle East has been severely influenced by climatic and vegetational fluctuations of the Quaternary period (Pleistocene and Holocene epochs). These fluctuations probably explain many zoogeographical phenomena observed in Iran today. Only if such an explanation is not feasible, may we quote as a clue to understanding the earlier paleogeographic changes in the distributions of land and sea which were caused by processes of mountain building during the Tertiary period (60 to 1.8 million years B(efore) P(resent)). Uplift of the Elburz Mountains, however, extended into the Pleistocene.

Accepting an allopatric model of speciation in birds, several previous authors identified Quaternary climatic-vegetational changes as the most likely environmental cause of avian geographic differentiation in the Palearctic Region and elsewhere (Stresemann 1919, Moreau 1954, 1955; Grant, 1975 for the history of the nuthatches *Sitta neumayer* and *S. tephronota* in Iran).

The following brief summary of present knowledge of climate and vegetation in Iran during late Pleistocene and post-Pleistocene times is based on the recent reviews by Vita-Finzi (1969), Krinsley (1970), Ehlers (1971) and Wright (1976) who also provided extensive reference lists of the pertinent literature.

The climate during the last glacial stage (Würm; maximum 20,000 years B. P.) showed similar regional differentiation as at present but was more accentuated by greater extremes and intensities. The temperature was at least 5 (to 8)° C lower than today in the northern part of Iran. Snowfall was increased and glaciers formed in the higher portions of the Elburz Mountains and in Azerbaijan, as indicated by the existence of extensive moraines in these mountains. Temperature depression was about 3—4° C in the Zagros Range where snowfall was less than in the northern mountains. Pollen studies indicate that an *Artemisia* steppe vegetation existed in the mountains of western Iran where presently oak forest and woodland is found.

The inner flanks of the Iranian mountains were in a rain shadow. During periods of brief but intense precipitation, coarse debris was transported through the valleys and into the lower basins. The generally cold climate inhibited the spread of vegetation. Some intermittent lakes and playa lakes formed in interior Iran primarily as a result of lower evaporation rates. However, there is no unequivocal evidence that a lake ever covered the entire area of the central Iranian Great Kavir. In general, the climate was colder and somewhat moister due to increased runoff and reduced evaporation but remained essentially semiarid. Deposits of a brackish lake and of shallow fresh water and oligohaline waters in the Kerman region of central Iran indicate temporarily increased precipitation (Huckriede 1961). This probably occurred during the early Würm glacial which was characterized by a humid-cold climate throughout the Middle East.

Although climatic oscillations also occurred over the Caspian lowlands, this area including the northern flank of the Elburz Mountains remained more or less humid during the Pleistocene.

Since the end of the Würm glacial period, the higher temperatures increased evaporation rates and created greater aridity. The interior lakes were reduced or dried up entirely. This period of aridity reached its climax in Iran approximately 6,000 B. P. A dramatic change in the climate occurred 5,500 B. P. and was probably caused by a temperature decrease. Many of the lakes within, or marginal to, the mountains started to rise and the vegetation changed from warm savanna to woodland and locally to forest. In areas of 300—500 mm rain/year, oak and pistachio-almond woodland developed in western Iran and juniper woodland covered the southern slopes of the Elburz Mountains. This trend toward moister ground condi-

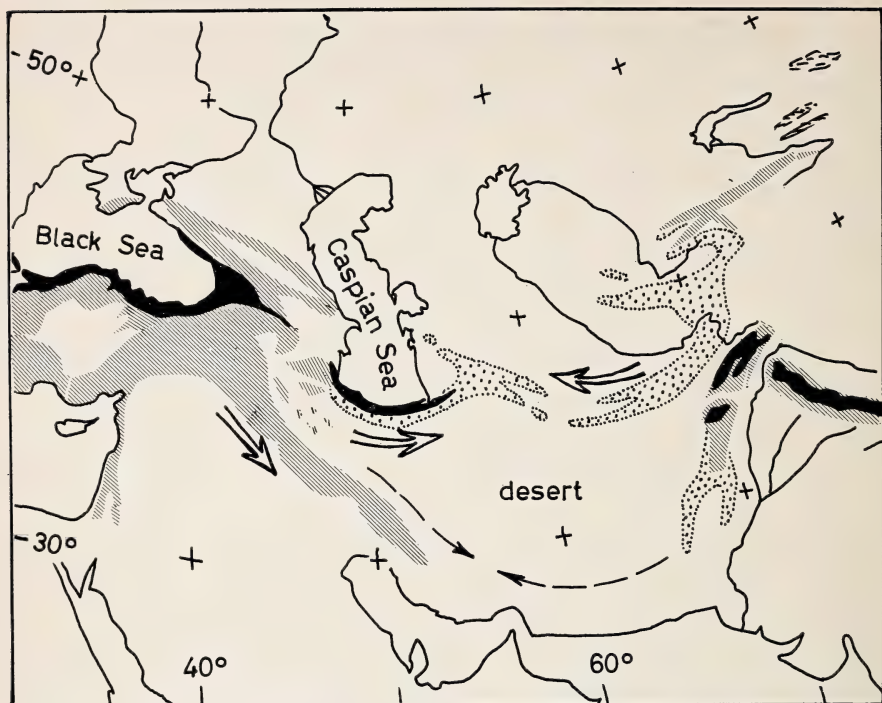


Fig. 14: Natural forest and woodland types in the Middle East. Adapted schematically from Bobek (1951).

Explanations: Black — humid forest of Kolchis, Caspian and Himalaya regions. Hatched — oak woodland and forest of Zagros Mountains and eastern Turkey; mixed deciduous and coniferous forest in Caucasus, Turkestan and Afghanistan. Stippled — Open juniper woodland. All forests and woodlands have been severely reduced by man during historic times. Arrows indicate expansion of woodland faunas during post-Pleistocene humid period leading to secondary contact of previously separated populations in northeastern Iran and in some cases in southwestern Iran.

tions due to somewhat lower temperatures and lower evaporation rates continues today.

Zeist (1967) summarized the climatic-vegetational development in the Zagros Mountains of western Iran as follows:

29,000—13,000 B. P. (Würm glacial): Cold-dry steppe climate (*Artemisia* steppe), no tree growth, precipitation 200—300 mm/year.

13,000—5,500 B. P.: Wooded steppe with scattered growth of pistachio, maple and oak; precipitation 400—500 mm/year.

5,500 B. P. — Present: Open oak woodland and locally oak forest on exposed slopes; precipitation 500—800 mm/year.

The advent of man led to a severe destruction of the forest and woodland vegetation in Iran. On the other hand, irrigation and other agricultural activities provided restricted habitat conditions for some animals in arid regions otherwise uninhabitable.

4.2 Secondary contact zones.

Lowland birds of moist habitats, such as bushy vegetation and scattered trees, probably were absent from the valleys of the southern and central Elburz Mountains during the glacial periods when the climate was cold and dry. These birds may have found refuge in restricted moist areas of the Turkey-Libanon region to the west and along the base of the central Asian mountains to the east. Morphologic-genetic differentiation of many animal populations to subspecies and species level occurred during these periods of geographic-ecologic isolation. The eastern and western forms established secondary contact in northern and northeastern Iran in post-Pleistocene time when, since 13.000 B. P. and especially since 5.500 B. P., the climate turned moist leading to an invasion of juniper woodland and other vegetation into the previously arid valleys of the southern Elburz Mountains, Kopet Dag and Khorasan mountains.

This historic interpretation probably applies to most or all pairs of species and subspecies of birds in contact in northern Iran¹⁾. In some cases like the wheatears and buntings analysed in this article, vegetational changes since the arrival of man have influenced the extent or even determined the existence of a secondary contact zone. The fact that the wheatears *Oenanthe hispanica* and *O. pleschanka* are frequently found around villages inhabiting cultivated areas in otherwise barren and uninhabited valleys, probably indicates that contact of peripheral populations and gene flow between these species has been intensified since man's arrival in this area. Alternatively, the fact that these wheatears concentrate around villages may indicate an occupation of secondary or replacement habitat after the destruction of the original bushy and open arboreal vegetation by man.

The habitat of the buntings *Emberiza melanocephala* / *E. bruniceps* near the contact zone in northeastern Iran is almost exclusively cornfields in isolated and widely scattered agricultural areas. The buntings may have inhabited scattered grassy valleys and steppe regions of the Elburz Mountains prior to the arrival of man. However, contact of the bunting populations and gene flow certainly were intensified by the spread of agriculture. Man's activities broke previous barriers by establishing discontinuous

¹⁾ The same interpretation also holds for secondary contact zones among mammals of this region, e.g. the hybrid zone between $2n = 54$ and $2n = 58$ chromosome sheep in the Elburz Mountains (Nadler et al. 1973).

cultivated zones across previously uninhabitable steppe country and by destroying the previously continuous Caspian lowland forest which earlier had been a barrier zone north of the Elburz Mountains.

The above historical interpretation of the differentiation of *Oenanthe hispanica* and *O. pleschanka* contrasts with that given for these wheatears by Panov & Ivanitzky (1975). These authors assumed that both species originated as early as the late Tertiary. *O. hispanica* presumably differentiated as a direct descendant of the common ancestor of both species in the Mediterranean area and *O. pleschanka* originated as an eastern offshoot near the mountains of the Kopet Dag, northeastern Iran, subsequently spreading eastward into central Asia. However, Panov & Ivanitzky (1975) did not discuss Quaternary climatic-vegetational changes in the Mediterranean area and in the Middle East which must have severely influenced the distribution of ancestral populations of many or most species and subspecies pairs presently in contact in northern and northeastern Iran.

Summary

Members of several pairs of avian species and megasubspecies established contact in northern and northeastern Iran where they either met without gene exchange or hybridized to a greater or lesser extent.

The Mediterranean **Black-eared Wheatear** (*Oenanthe hispanica*) and the central Asian **Pied Wheatear** (*O. pleschanka*) are ecological counterparts in the western and eastern Palearctic Region, respectively. They established contact in eastern Bulgaria, Transcaucasia, northern Iran and on the Mangyshlak Peninsula in the eastern Caspian Sea. An area of geographical overlap of the breeding ranges of these wheatears in western Iran, as postulated by previous authors, does not exist. Instead, *O. hispanica* and *O. pleschanka* exclude each other geographically in the central Elburz Mountains of northern Iran. However, they are not fully isolated reproductively producing hybrids which constitute about 65% of the peripheral populations near the contact zone (judged from an analysis of male plumage types). Some of the intermediate plumage types had received in the past formal taxonomic names, e.g. '*gaddi*', '*libyca*', '*transfuga*'. Hybrids are also known from other areas where these wheatears are in contact. However, gene flow is insufficient to consider *hispanica* and *pleschanka* as conspecific. They are weakly differentiated parapatric species which still hybridize where their breeding ranges adjoin.

It is suggested that the polymorphism for throat color (black and white) observed in the main populations of *O. hispanica* and *O. pleschanka* may have originated from parapatric hybridization between these species and resulting introgression of genes of the respective ally. This suggestion is supported by increasing frequency of the black-throated morph in *O. hispanica* males and increasing extent of its black throat color from west to east approaching the range of *O. pleschanka* (in which species most males have a black throat and upper breast). The eastward introgression of the character for white-throat into the range of *O. pleschanka* was necessarily limited because of the massive reverse introgression of 'black-throat' into the range of *O. hispanica*. The frequency of white-throated males in

O. pleschanka decreases from west to east with increasing distance from the white-throated *O. hispanica*. No white-throated males are known from the insular form *O. pleschanka cyprica*, a population isolated from potential gene flow of *O. hispanica*.

Western **Black-headed Bunting** (*Emberiza melanocephala*) and eastern **Red-headed Bunting** (*E. bruniceps*) are closely related species despite conspicuous differences in the color of the male plumages. Females are very similar. These buntings meet in the area to the north and southeast of the Caspian Sea. They form a zone of overlap and hybridization in northeastern Iran. The area of overlap is about 90 kilometers wide. Populations in the overlap zone south of the Elburz Range (Bastam Valley and Meyamey area) consist of pure parental phenotypes (65—70 %) and hybrids (35—30 %). Percentages of *melanocephala* : hybrids : *bruniceps* in the Bastam Valley are 57 : 35 : 8 and in the Meyamey region 4 : 4 : 92. *E. melanocephala* outnumbers *E. bruniceps* about seven times in the Bastam Valley, whereas *bruniceps* is predominant in the Meyamey region, almost to the exclusion of *melanocephala*. A similar zone of overlap and hybridization of these buntings exists in the deforested Caspian lowlands between Behshahr and Gorgan where these birds, however, are less common than in the Bastam Valley. Gene flow between *E. melanocephala* and *E. bruniceps* is insufficient to consider these forms as conspecific. They are weakly differentiated species.

Geomorphological and palynological studies indicate that the climate was cold and dry in Iran during the last glacial stage (Würm). *Artemisia* steppe vegetation existed in many areas presently covered with woodland or forest (e.g. Zagros Mountains). Some intermittent lakes and playa lakes formed in central Iran primarily as a result of lower evaporations rates. Higher temperature in post-Pleistocene times created greater aridity. Due to a temperature decrease at about 5.500 B.P. oak-pistachio-almond woodland and forest invaded western Iran and Juniper woodland covered the southern slopes of the Elburz Mountains.

It is suggested that the members of many avian subspecies and species pairs established secondary contact in Iran during post-Pleistocene time, possibly as late as 5.000 years ago when the present moist vegetation invaded Iran. Vegetational changes since the arrival of man and the spread of agriculture influenced the extent of secondary contact zones. The western and eastern populations of birds presently in contact in Iran, probably had survived the preceeding cold-arid climatic phase of the last glacial stage in moist refuges in the Turkey-Libanon region and near the base of the central Asian mountains, respectively.

Zusammenfassung

Sekundäre Kontaktzonen bei Vögeln des nördlichen Iran

Mehrere verwandte Arten und Megasubspezies paläarktischer Vögel stehen im nördlichen oder nordöstlichen Iran in sekundärem Kontakt, wo sie entweder ohne Genaustausch ihre Areale übereinanderschoben oder in unterschiedlichem Ausmaße hybridisierten. Der **Mittelmeer-Steinschmätzer** (*Oenanthe hispanica*) und der **Nonnensteinschmätzer** (*O. pleschanka*) der östlichen Paläarktis sind ökologische Vertreter, die im östlichen Bulgarien, in Transkaukasien, in Nord-Iran und auf der Mangyschlag-Halbinsel des östlichen Kaspischen Meeres in Kontakt stehen. Im Gegensatz zu den Angaben mehrerer Autoren überlappen die Brutareale dieser Arten nicht im westlichen Iran. *O. hispanica* und *O. pleschanka* sind parapatrisch und schließen einander im zentralen Elburs-Gebirge geographisch aus. Jedoch sind

sie sexuell nicht voll isoliert und bringen Hybriden hervor, die nach Untersuchungen der männlichen Gefiedertypen etwa 65 % der Populationen nahe der Kontaktzone im Elburs-Gebirge ausmachen. Einige dieser intermediären männlichen Phänotypen waren früher taxonomisch benannt worden (*gaddi*, *libyca*, *transluga*). Mischlinge sind auch von anderen Kontaktzonen dieser Steinschmätzer bekannt. Der Genaustausch ist jedoch wohl nicht ausreichend, um *hispanica* und *pleschanka* als konspezifisch anzusehen. Sie sind schwach differenzierte Arten, die im Kontaktbereich der Brutareale noch häufig Mischpaare bilden.

Der Polymorphismus der Kehlfärbung (schwarz oder weiß) von *O. hispanica* und *O. pleschanka* in ihrem jeweiligen Verbreitungsgebiet mag ebenfalls durch die parapatrische Hybridisation dieser Arten und nachfolgende Introgression entstanden sein. Dafür sprechen die Häufigkeitszunahme der schwarzkehligen Morphe von *O. hispanica* und deren zunehmend erweiterte schwarze Kehlfärbung von West nach Ost mit Annäherung an das Brutgebiet der vorwiegend schwarzkehligen *O. pleschanka*. Die umgekehrte, ostwärts gerichtete Introgression des 'Weiß-Kehl'-Faktors in die Populationen von *O. pleschanka* war wegen der massiven westwärts gerichteten Introgression des 'Schwarz-Kehl'-Faktors notwendigerweise begrenzt. Daher sind weißkehlige Männchen (*vittata*) von *O. pleschanka* selten. Aber auch hier ist ein Gradient entwickelt und die Häufigkeit der *vittata*-Morphe nimmt mit der Entfernung von der Kontaktzone mit *O. hispanica* in östlicher Richtung rasch ab. Weißkehlige Männchen fehlen bei *O. pleschanka cypriaca*, einer Insel-Population, die von potentielltem Genfluß der Art *O. hispanica* isoliert ist.

Die westliche **Kappenammer** (*Emberiza melanocephala*) und die östliche **Braunkopffammer** (*E. bruniceps*) sind trotz auffälliger Unterschiede im männlichen Gefieder nahe miteinander verwandt. Die Weibchen sind einander sehr ähnlich. Beide Arten stehen nördlich und südlich des Kaspischen Meeres in Kontakt. Im nordöstlichen Iran schieben sich ihre Areale etwa 90 Kilometer übereinander. Hier leben beide Arten nebeneinander und hybridisieren. Mischlinge stellen etwa 30—35 % der Population im Überlappungsgebiet. Genaustausch zwischen *E. melanocephala* und *E. bruniceps* ist daher nicht ausreichend, um diese Arten als konspezifisch anzusehen. Sie stellen schwach differenzierte Arten dar.

Geomorphologische und palynologische Untersuchungen haben ergeben, daß das Klima im Iran während der letzten (Würm-) Eiszeit kalt und trocken war. Eine *Artemisia*-Steppenvegetation bedeckte viele Gebiete, wo heute Savanne oder offener Wald verbreitet sind (z. B. Zagros-Berge). Durch die bei tieferen Temperaturen geringere Verdunstung bildeten sich im zentralen Iran einige intermittierende Seen und Playa-Seen. Höhere Temperaturen in der Nacheiszeit verursachten größere Trockenheit. Als die Temperatur vor etwa 5500 Jahren erneut absank und das Klima feuchter wurde, breiteten sich Wald-Savannen und Wälder im westlichen Iran aus und lockere Wacholder-Bestände entwickelten sich auf der Südseite des Elburs-Gebirges.

Die Partner der Subspezies- und Artenpaare von Vögeln, die im Iran in sekundärem Kontakt stehen, trafen wahrscheinlich im Post-Pleistozän zusammen, möglicherweise erst vor etwa 5000 Jahren, als feuchtere Vegetation in den Iran vordrang. Vegetationsveränderungen seit dem Erscheinen des Menschen und die Ausbreitung der Landwirtschaft haben den Kontakt der verschiedenen Arten und Unterarten beeinflusst. Die westlichen und östlichen Vogel-Populationen, die im Iran zusammentrafen, hatten die vorhergehende trockene Kaltzeit (Würm) in feuchten Refugien überdauert, die sich möglicherweise im Gebiet der Türkei und des Libanon bzw. am Fuße der zentralasiatischen Gebirge befanden.

References

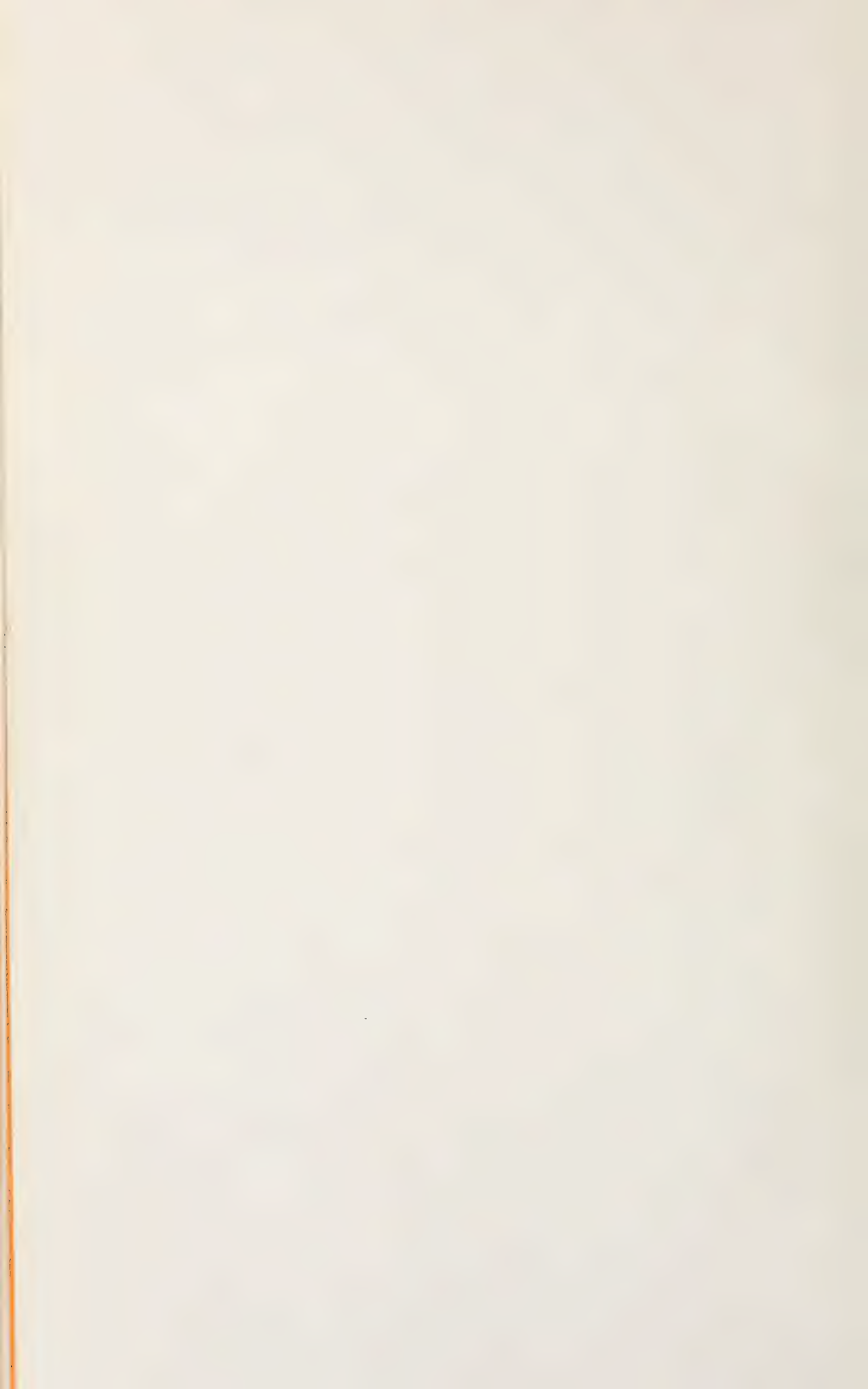
- Amadon, D., and L. L. Short (1976): Treatment of subspecies approaching species status. *Syst. Zool.* 25: 161—167.
- Baker, A. J. (1973): Genetics of plumage variability in the Variable Oystercatcher (*Haematopus unicolor*). *Notornis* 20 (4): 330—345.
- (1975): Morphological variation, hybridization and systematics of New Zealand oystercatchers (Charadriiformes: Haematopodidae). *J. Zool., Lond.* 175: 357—390.
- Baumgart, W. (1971): Zum Vorkommen von Mittelmeer- und Nonnensteinschmättern in der VR Bulgarien. *Beitr. Vogelk.* 6: 449—456.
- Bobek, H. (1951): Die natürlichen Wälder und Gehölzfluren Irans. *Bonn. Geograph. Abhandl.* no. 8, 62 pp.
- Brown, K. S., and W. W. Benson (1974): Adaptive polymorphism associated with multiple Müllerian mimicry in *Heliconius numata* (Lepid. Nymph.). *Biotropica* 6 (4): 205—228.
- Christensen, S. (1974): Notes on the plumage of the female Cyprus Pied Wheatear *Oenanthe pleschanka cypriaca*. *Ornis Scand.* 5: 37—46.
- Cornwallis, L. (1975): The comparative ecology of eleven species of wheatear (genus *Oenanthe*) in S. W. Iran. Ph. D. thesis Oxford University.
- Diesselhorst, G. (1962): Anmerkungen zu zwei kleinen Vogelsammlungen aus Iran. *Stuttgarter Beitr. Naturkde.* no. 86, 29 pp.
- Dorst, J. (1974): Le polymorphisme génétique chez les oiseaux. In: M. Lamotte (ed.) *Le polymorphisme dans le règne animal*. *Mém. Soc. Zool. France* no. 37: 235—270.
- Dresser, H. E., and W. T. Blanford (1874): Notes on the specimens in the Berlin Museum collected by Hemprich and Ehrenberg. *Ibis*, vol. IV, third ser.: 335—343.
- Eggebrecht, E. (1943): Beitrag zur Brutbiologie des Nonnensteinschmätzers (*Oenanthe pleschanka pleschanka* (Lepechin)). *Orn. Monatsber.* 51: 127—135.
- Ehlers, E. (1971): Südkaspisches Tiefland (Nordiran) und Kaspisches Meer. Beiträge zu ihrer Entwicklungsgeschichte im Jung- und Postpleistozän. *Tübinger Geograph. Studien*, no. 44 (Sonderband 5), 184 pp.
- Erard, C., and R. Etchécopar (1970): Contribution à l'étude des oiseaux d'Iran. *Mem. Mus. Nat. d'Hist. Nat., ser. A*, vol. 66, 146 pp.
- Feeny, P. P., R. W. Arnold and R. S. Bailey (1968): Autumn migration in the south Caspian region. *Ibis* 110: 35—86.
- Frank, F. (1952): Beobachtungen an einer Nonnensteinschmätzer-Population (*Oenanthe p. pleschanka* [Lepechin]). *J. Orn.* 93: 138—141.
- Gladkov, N. A. (1954): Gattung *Oenanthe*, Wheatear. In: G. P. Dementiev and N. A. Gladkov (eds.) *Birds of the Soviet Union*, vol. 6: 570—603. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem (1968).
- (1957): Birds of Mangyshlak Peninsula. *Ibis* 99: 269—274.
- Grant, P. R. (1975): The classical case of character displacement. *Evol. Biol.* 8: 237—337. (eds. T. Dobzhansky, M. K. Hecht & W. C. Steere).
- Grote, H. (1934): Beitrag zur Biologie von *Emberiza icterica* Eversm. *Orn. Monatsber.* 42: 17—21.
- (1937): Die Sommer- und Winter-Verbreitung von *Oenanthe pleschanka* (Lepech.) und *Oenanthe isabellina* (Cretzschm.). *Ibid.* 45: 114—134.
- (1939): Ist *Oenanthe pleschanka* (Lepech.) eine Rasse von *Oenanthe hispanica* (L.)? *Ibid.* 47: 54—57.

- Hall, B. P., and R. M. Moreau (1970): An Atlas of Speciation in African Passerine Birds. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.
- Hartert, E. (1910—1922): Die Vögel der paläarktischen Fauna. Berlin. R. Friedländer & Sohn.
- (1925): Einige Bemerkungen zu Koenig's „Sänger Aegyptens“. J. Orn. 73: 284—295.
- Hemprich, F. G., and C. G. Ehrenberg (1828—1833): Symbolae Physicae. Berlin.
- Huckriede, R. (1961): Jung-Quartär und End-Mesolithikum in der Provinz Kerman (Iran). Eiszeitalter und Gegenwart 12: 25—42.
- Huxley, J. (1955): Morphism in birds. Acta XI Congr. Int. Orn. (Basel 1954): 309—328.
- Jordania, R. (1975): Die Vogelwelt Georgiens nach dem Material des Staatlichen Museums Georgiens (4. Forts. und Schluß). Beitr. Vogelkde. 21: 132—139.
- Kleinschmidt, O. (1936): Parallelentwicklungen und Wiederholungserscheinungen in der Tierwelt. Nova Acta Leopoldina, N. F. 4, no. 23: 367—391.
- (1938): Katalog meiner ornithologischen Sammlung. Halle, Saale.
- Krinsley, D. (1970): A geomorphological and paleoclimatological study of the playas of Iran. Contract no. PRO CP 70—800, Washington, D. C., Government Printing Office.
- Kumerlove, H. (1962): Zur Kenntnis der Avifauna Kleinasiens. Bonn. Zool. Beitr. 12 (Sonderheft), 318 pp.
- (1975): Zur Verbreitung der Steinschmätzer (*Oenanthe*)-Arten in der Türkei. Bonn. Zool. Beitr. 26: 183—198.
- Mayr, E. (1963): Animal Species and Evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- and E. Stresemann (1950): Polymorphism in the chat genus *Oenanthe* (Aves). Evolution 4: 291—300.
- Meinertzhagen, R. (1954): Birds of Arabia. London.
- Meise, W. (1928): Die Verbreitung der Aaskrähe (Formenkreis *Corvus corone* L.). J. Orn. 76: 1—203.
- (1975): Natürliche Bastardpopulationen und Speziationsprobleme bei Vögeln. Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg, N. F. 18/19: 187—254.
- Mitropolskij, O. V. (1968): Breeding biology of *Oenanthe pleschanka* at Mangyshlak. Trudy Inst. Zool. Ak. Nauk. Kaz. SSR 29: 67—70.
- Moreau, R. E. (1954): The main vicissitudes of the European avifauna since the Pliocene. Ibis 96: 411—431.
- (1955): Ecological changes in the Palaearctic region since the Pliocene. Proc. Zool. Soc. London 125: 253—295.
- Nadler, C. F., K. V. Korobitsina, R. S. Hoffmann and N. N. Vorontsov (1973): Cytogenetic differentiation, geographic distribution, and domestication in Palearctic sheep (*Ovis*). Z. f. Säugetierkde. 38: 109—125.
- Paludan, K. (1940): Contributions to the ornithology of Iran. In: Danish Scientific Investigations in Iran, part II (eds. K. Jessen & R. Spärck), p. 11—54.
- Panov, E. N. (1974): Die Steinschmätzer der nördlichen Paläarkt. Gattung *Oenanthe*. Neue Brehm-Bücherei no. 482, 128 pp. Ziemsen Verlag, Wittenberg.

- and N. S. Bulatova (1972): On the common habitats and interrelations of *Bucanetes githagineus* Licht. and *Bucanetes mongolicus* Swinh. in Transcaucasia. Biull. Moskovskogo Obchestva Ispitatebi Prirod'i, Otd. Biolog., 77 (4): 86—94.
- and V. V. Ivanitzky (1975): Evolutionary and taxonomic relations between *Oenanthe hispanica* and *O. pleschanka*. Zoologicheskyyi Journal 54: 1860—1873.
- Paynter, R. A., Jr. (1970): Emberizinae. In: Peters, Check-list of Birds of the World, vol. XIII. Cambridge, Massachusetts.
- Portenko, L. A. (1954): Pticy SSSR, vol. 3, 256 pp. Moscow and Leningrad (Akad. Nauk.).
- (1960): Pticy SSSR, vol. 4, 416 pp. Moscow and Leningrad (Akad. Nauk.).
- Radde, G. (1884): Ornithologia Caucasica. Kassel. 592 p.
- Raethel, S. (1955): Beobachtungen über vier *Oenanthe*-Arten in Transkaukasien. J. Orn. 96: 419—421.
- Reiser, O. (1911): Über die schwarz-weißen Steinschmätzer der Balkanhalbinsel. Verh. V. Int. Orn. Kongr. Berlin, 1910: 546—548.
- Ripley, S. D. (1964): Turdinae, pp. 13—227. In: Peters' Check-list of Birds of the World, vol. X. Cambridge, Massachusetts.
- Sarudny, N., und M. Härms (1926): Bemerkungen über einige Vögel Persiens IV. Gattung *Oenanthe* Vieill. J. Orn. 74: 1—52.
- und H. Baron Loudon (1904): Über eine neue *Saxicola* aus Persien. *Saxicola gaddi* spec. nov. Orn. Jahrb. 15: 6—7.
- Schüz, E. (1959): Die Vogelwelt des südkaspischen Tieflandes. Vogelwartenbuch Nr. 6, 199 pp. Stuttgart.
- Scott, D. A., and D. L. Howell (1976): Pheasant conservation in Iran. Journ. World Pheasant Assoc., vol. 1: 82—87.
- H. M. Hamadani and A. A. Mirhosseyni (1975): The Birds of Iran. Iran Department of the Environment, Tehran.
- Selander, R. K. (1971): Systematics and speciation in birds, p. 57—147. In: D. S. Farner and J. R. King (eds.) Avian Biology, vol. 1. Academic Press, New York.
- Short, L. L. (1963): Hybridization in the wood warblers *Vermivora pinus* and *V. chrysoptera*. Proc. XIII Internat. Ornith. Congr.: 147—160.
- (1965): Hybridization in the flickers (*Colaptes*) of North America. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 129: 307—428.
- (1969): Taxonomic aspects of avian hybridization. Auk 86: 84—105.
- (1975): A zoogeographic analysis of the South American Chaco avifauna. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 154: 163—352.
- Spangenberg, E. P., and A. M. Sudilovskaya (1954): Gattung *Emberiza* L., Bunting. In: G. P. Dementiev and N. A. Gladkov (eds.) Birds of the Soviet Union, vol. 5: 449—595. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem (1970).
- Stresemann, E. (1919): Über die Formen der Gruppe *Aegithalus caudatus* und ihre Kreuzungen. Beitr. Zoogeogr. Paläarkt. Region, 1: 3—24.
- (1924): Mutationsstudien XXI. *Poephila mirabilis* des Murs. J. Orn. 72: 547—552.
- (1928): Die Vögel der Elburs-Expedition 1927. Ibid. 76: 313—411.

- und G. Mauersberger (1960): *Emberiza melanocephala* Scopoli, *E. icterica* Eversmann. In: Stresemann, E. und L. A. Portenko (eds.) Atlas der Verbreitung palaarktischer Vögel, Lief. 1. Akademie Verlag, Berlin.
- und V. Stresemann (1969): Die Mauser einiger *Emberiza*-Arten I. J. Orn. 110: 291—313.
- L. A. Portenko und E. v. Vietinghoff-Scheel (1967): *Oenanthe hispanica* (Linnaeus) und *Oenanthe pleschanka* (Lepechin). In: Stresemann, E., L. A. Portenko und G. Mauersberger (eds.) Atlas der Verbreitung palaarktischer Vögel. Lief. 2. Akademie Verlag, Berlin.
- Ticehurst, C. B. (1927): On *Oenanthe hispanica*, *Oenanthe finschii*, and *Oenanthe picata*. Ibis, 12th series, vol. 3: 65—74.
- Vaurie, C. (1949 a): Notes on some Asiatic finches. Amer. Mus. Novitates no. 1424, 63 pp.
- (1949 b): Notes on the bird genus *Oenanthe* in Persia, Afghanistan, and India. Ibid. no. 1425, 47 pp.
- (1950 a): Notes on some Asiatic titmice. Ibid. no. 1459, 66 pp.
- (1950 b): Notes on some Asiatic nuthatches and creepers. Ibid. no. 1472, 39 pp.
- (1955): Systematic notes on Palearctic birds. No. 17 Laniidae. Ibid. no. 1752, 19 pp.
- (1956): Systematic notes on Palearctic birds. No. 23. Fringillidae: the genera *Emberiza*, *Calcarius*, and *Plectrophenax*. Ibid. no. 1805, 27 pp.
- (1959): The Birds of the Palearctic Fauna. Passeriformes. Witherby Ltd., London.
- (1966): Comments on the scientific names of the Caspian Tern and Pied Wheatear. Ibis 108: 633—634.
- Vita-Finzi, C. (1969): Late Quaternary alluvial chronology of Iran. Geol. Rundschau 58: 951—973.
- Voous, K. H. (1960): Atlas of European Birds. Nelson, Edinburgh. 284 p. (German translation, 1962).
- Vuilleumier, F. (1977): Suggestions pour des recherches sur la spéciation des oiseaux en Iran. Terre et Vie (in press).
- Wadley, N. J. P. (1951): Notes on the birds of central Anatolia. Ibis 93: 63—89.
- Witherby, H. F. (1907): On a collection of birds from western Persia and Armenia. Ibis 9th ser., vol. 1: 74—111.
- (1917): No title. Exhibit of wheatears. Bull. Brit. Ornith. Club 37: 56—57.
- F. C. R. Jourdain, N. F. Ticehurst and B. W. Tucker (1938—1941): The Handbook of British Birds, vol. 1—5.
- Woodruff, D. S. (1973): Natural hybridization and hybrid zones. Syst. Zool. 22: 213—218.
- Wright, Jr., H. E. (1976): The environmental setting for plant domestication in the Middle East. Science 194: 385—389.
- Zeist, W. v. (1967): Late Quaternary vegetation history of western Iran. Rev. Palaeobot. Palynol. 2: 313—318.









SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01206 9852